Zur Kenntnis des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von Helix pomatia

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der Hohen Philosophischen Fakultät

der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hans Roth

aus Breslau

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1929

Zur Kenntnis des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von Helix pomatia

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der Hohen Philosophischen Fakultät

der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Hans Roth

aus Breslau

Marburg 1929

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1929

Als Dissertation angenommen am 26. Juni 1929
Referent: Herr Geh.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt
Tag der mündlichen Prüfung: 26. Juni 1929

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Diese Arbeit erschien in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“,
Band 135, Seite 357—427. 1929.

Meiner lieben Mutter
und dem Andenken meines teuren Vaters!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555603_0067

Inhaltsangabe.

Seite

Einleitung, Literaturüberblick 358
Methodik 359
Technik 362
I. Histologie des Körperepithels 363
A. Das Epithel des Fußes 365
B. Das Mantelepithel 370
1. Das Epithel des Mantelrandes 372
2. Das Epithel des übrigen Mantels 377
II. Histologie der Hautdrüsen 380
A. Schleimdrüsen 382
1. Manteldrüsen 383
2. Sohlendrüsen 385
B. Eiweißhaltige Drüsen 389
1. Eiweißdrüsen 390
2. Kalkdrüsen 397
C. Pigmentdrüsen 401
III. Entwicklung der Hautdrüsen 404
A. Übereinstimmende Anfangsstadien der Entwicklung 406
B. Differenzierung der einzelnen Drüsen 408
1. Manteldrüsen 409
2. Sohlendrüsen 411
3. Eiweißdrüsen 414
4. Kalkdrüsen 418
5. Pigmentdrüsen 421
Zusammenfassung und Schluß 422
Literaturverzeichnis 424

Einleitung.

Literaturüberblick.

Die Haut der Landschnecken hat wegen ihrer drüsigen Beschaffenheit schon lange die Aufmerksamkeit der Forscher erregt, wovon z. B. die Beobachtungen Swammerdams (1737) zeugen. Im 19. Jahrhundert wurden dann diese Untersuchungen nach allen Richtungen hin fortgeführt. Die ersten, die die Hautdrüsen speziell beschrieben — Gray (1837) und Meckel (1846) — glaubten, daß diese Drüsen am Mantelwulst die Substanzen für die Bildung der Schale secernierten. Semper (1856) trat nur noch für eine teilweise Mitwirkung, wenigstens der Farbdrüsen und Schleimdrüsen, am Gehäuseaufbau ein. Leydig (1876) hat das Verdienst, endgültig festgestellt zu haben, daß die Hautdrüsen nicht den geringsten Einfluß auf die Schalenbildung nehmen. Longe und Mer (1880) wiesen in einer kurzen Mitteilung darauf hin, daß am Mantelrand der *Helix*-Arten eine besonders differenzierte Region des Epithels besteht, die die Schalensecrete produziert. Die ausführlichen Untersuchungen M. de Villepoixs (1892) über diese Schalenbildungsstätte bei *Helix aspersa* sind maßgeblich bis in unsere Zeit geblieben. Ergänzt wurden diese Beobachtungen durch die Arbeiten Biedermanns (1902) und in neuerer Zeit von Reichert (1928) und Neumann (1928).

Eine Gesamtübersicht über das Körperepithel der Weinbergschnecke besitzen wir von Burkhardt (1916).

Die speziellen Fragen der Einteilung und des Ursprunges der Hautdrüsen behandelten neben den schon erwähnten älteren Autoren in den letzten Jahren: Herfs (1922) mehr von der morphologischen Seite her, während Zill (1924) in seinen grundlegenden Untersuchungen die physiologisch-chemischen Verhältnisse der Hautdrüsen stärker berücksichtigte. Auch Prenant (1924) rückt die chemischen Fragen mehr in den Vordergrund, hinter denen aber die histologischen Ergebnisse seiner Arbeit zurückbleiben. Zuletzt kam mir noch eine Abhandlung von Barr (1928) zu Gesicht, die sehr darunter leidet, daß der Verfasser, der die Hautdrüsen von *Arion* untersuchte, die einschlägige Literatur nicht berücksichtigt hat. So steht der Autor noch auf dem, wie oben erwähnt, seit 50 Jahren überholten Standpunkt, daß die Schale der Gehäuseschnecken von den Kalkdrüsen aufgebaut werde, weshalb die Kalkdrüsen der Nacktschnecken ihren für diesen Zweck nicht benutzten Kalk ins Bindegewebe ablagern sollen. Diese Kalkreserven im Gewebe könnten nach Barr eventuell später wieder bei einer Weiterentwicklung der Nacktschnecken zur Bildung einer sekundären Schutzschale führen.

— Ich werde bei den einzelnen Abschnitten meiner Arbeit genauer auf die in Betracht kommende, auch die hier noch nicht angeführte Literatur eingehen.

Trotz der zahlreichen existierenden Arbeiten waren doch verschiedene spezielle Fragen des Körperepithels und der histologischen Struktur der Schalenbildungsregion bei *Helix pomatia* zu klären bzw. vorhandene Irrtümer richtigzustellen. Vor allem galt es aber, zu versuchen, das bis in die letzte Zeit umstrittene Problem der Hautdrüsenentwicklung einer Entscheidung näher zu bringen, um so mehr, als eine Lösung dieser Frage für die besonders drüsenreichen Landpulmonaten ein gewisses Interesse auch für die vergleichende Morphologie entsprechender Hautdrüsen bei andern Wirbellosen haben dürfte. Man braucht nur daran zu denken, daß bei den Landplanarien die Frage der Entstehung der Hautdrüsen ähnlich umstritten erscheint.

Herr Geheimrat Korschelt war so freundlich, mir zu diesen Untersuchungen die Anregung zu geben und mich jederzeit mit seinem gütigen Rat zu unterstützen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Herrn Professor Alverdes bin ich für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse ebenfalls zu Dank verpflichtet. Den Assistenten des Instituts, Herrn Professor Tönniges, Herrn Privatdozenten Dr. v. Haffner (jetzt in Hamburg) und Herrn Dr. Mattes, möchte ich für ihre zahlreichen Ratschläge und Anregungen meinen besten Dank abstatten.

Methodik.

Um einen Überblick über die allgemeinen Verhältnisse des Körperepithels und der damit zusammenhängenden Fragen zu bekommen, wurden zunächst ausgewachsene Exemplare von *Helix pomatia* L. zu den Untersuchungen herangezogen. Die Tiere stammten größtenteils von schneckenreichen Rainen in der Umgebung von Marburg, zum kleineren Teil aus der Umgebung von Wiesbaden. Ich konservierte zu allen Jahreszeiten Tiere, um etwaige Verschiedenheiten des histologischen Befundes feststellen zu können. Die Schnecken wurden hauptsächlich mit Salatblättern gefüttert.

Es galt vor allem, die Frage der Entstehung der Hautdrüsen zu klären. Hierzu boten sich zwei Wege: Man konnte einer lebenden *Helix* besonders drüsenreiche Stücke des Körpers entfernen und untersuchen, wie die Regeneration der Drüsen vor sich geht. Auf diesem Gebiete liegen schon Beobachtungen von Techow (1910) vor; dieser Autor hat jedoch die Drüsenfrage nur nebenbei berücksichtigt. — Der andre Weg war der einer Untersuchung der Drüsenentstehung vom Embryo an bis zum ausgewachsenen Tier. Merkwürdigerweise ist diese so naheliegende Methode von keinem der bisherigen Untersucher angewendet worden. Meines Erachtens erklären sich die Widersprüche der früheren Arbeiten in bezug auf die Herkunft der Hautdrüsen und ihre Einteilung auch aus

dieser Tatsache, daß nur an erwachsenen Tieren untersucht und daher die fehlenden Entwicklungsstadien zu sehr durch Vermutungen ersetzt wurden.

Zuerst möchte ich kurz auf meine Regenerationsversuche eingehen, die an etwa 100 Exemplaren ausgeführt wurden. Den Tieren, die in Gruppen verschiedenen Lebensalters eingeteilt waren, wurden bestimmte Stücke des vorderen oder hinteren Fußendes oder des Mantelwulstes mit einer scharfen Schere abgeschnitten. Besonders die Operationen am Mantelrand erwiesen sich als umständlich zu bewerkstelligen, da das Tier sich unter die Schale zurückzuziehen suchte und daher Teile von dieser mit entfernt werden mußten. Die operierten Individuen wurden dann auf der Schale mit einer Tuschemarke versehen und in besondere Behältnisse zum weiteren Aufenthalt gebracht. Die jüngeren Tiere regenerierten in kurzer Zeit, 1—2 Monaten, fast völlig. Von den ausgewachsenen Tieren gingen je nach der Schwere des Eingriffs 30—40% im Laufe der nächsten Monate ein. Am schlechtesten wurden Operationen am Kopfrücken und am Mantelwulst vertragen. Die überlebenden Tiere regenerierten fast alle das verlorene Stück, jedoch in verschiedenen Zeiträumen von 1—3 Monaten. Über die Einzelheiten des Regenerationsvorganges hat Techow ausführlich berichtet. Ich konservierte für meine histologischen Zwecke Regenerate von verschiedenster Entwicklungsstufe; die Resultate erwiesen sich gerade in bezug auf die Drüsenentstehung aber als unklar, da einerseits die wundschließenden Amöbocyten das Bild stark störten, anderseits die Hautdrüsen auch sich an den regenerierenden Stellen sehr spärlich wieder bildeten. So unterließ ich die Fortführung dieser histologischen Untersuchungen an Regeneraten um so lieber, als die embryologischen Resultate sich inzwischen als hinreichend herausgestellt hatten. Die Bilder, die ich von den Regenerationsversuchen erhielt, bestätigten wenigstens das, was sich klarer bei den ontogenetischen Untersuchungen zeigte. So werde ich meiner Arbeit vorzugsweise die Ergebnisse der letzteren zugrundelegen.

Zur Kenntnis der Eiablage und der Embryonalentwicklung von *Helix pomatia* bediente ich mich vor allem der Angaben von Fol (1879—1880), Meisenheimer (1907) und Künkel (1916). Es stellten sich mir bei der Beschaffung des notwendigen Eiermaterials anfangs einige Schwierigkeiten in den Weg. Da die Eiablage in dem ersten Untersuchungsjahr 1927 nämlich überraschend schnell in einigen regenreichen, warmen Tagen zu Beginn des Monats Juli beendigt war, sah ich mich gezwungen, zur Vervollständigung der Ergebnisse im nächsten Jahre, 1928, noch einmal meine Materialsammlung zu wiederholen. Auch hier zeigte sich wieder, daß die Legetätigkeit nur etwa vom 30. Juni bis etwa den 7. Juli dauerte. Die Tiere legen, wie bekannt ihre Eier in kleine, selbstgegrabene Erdhöhlen an halbschattigen Hängen ab. Es handelte sich nun darum, die Schnecken gerade in dem Moment aufzufinden, in dem sie mit dem Vorderende in die Grube hineinragen, um die Eier aus der Geschlechtsöffnung herabfallen zu lassen. Ich pflegte in der Nähe eines solchen Ortes ein Stäbchen mit der Aufschrift des Datums in die Erde zu stecken, um ihn später bequem wiederfinden zu können. Man mußte aber hierbei sehr vorsichtig zu Werke gehen, da die Tiere bei der geringsten Störung fortkrochen, so daß die Gruben sich später oft als leer erwiesen. Einige Schnecken, die gerade bei der Eiablage überrascht worden waren, nahm ich aus den Gruben heraus und setzte sie in ein kleines, mit Moos versehenes Glasgefäß. Hier warfen die Tiere ihre Eier beim Herum-

kriechen den ganzen Tag lang willkürlich auf das Moos. Alle halben Stunden sammelte ich dann die verstreuten Eier in einer kleinen, von mir angefertigten Bodengrube unter dem Moos. Da die Eier, wenn sie nicht gerade von der Schnecke selbst zerdrückt waren, sich als sehr widerstandsfähig erwiesen, erhielt ich auf diese etwas rohe Methode eine Menge sicheres Material. Die durch Stäbchen gekennzeichneten Gruben im Freien öffnete ich wenige Tage, nachdem die Schnecken fortgekrochen waren. Die darin befindlichen Eier wurden ebenfalls in verschiedene Glasgefäße zwischen Moos und Erde gebracht. Die Eier entwickelten sich unter diesen Bedingungen, wenn das Moos immer feucht gehalten wurde, sehr gut.

Hier möchte ich jedoch eine Beobachtung mitteilen, die ich noch nirgends in der Literatur beschrieben gefunden habe. Eine verhältnismäßig große Anzahl von Eiern, und zwar immer zu denselben Gelegen gehörend, erwiesen sich als durch kleine Würmchen mehr oder weniger zerstört. Es handelte sich um *Rhabditis*-ähnliche Nematoden von der verschiedensten Größenstufe bis zu einem knappen Millimeter, die in den Eiern außerordentlich zahlreich herumwimmelten. Es erscheint wahrscheinlich, daß diese Schmarotzer aus der Erde sich in die Eier einbohren. Waren die Würmer erst kürzlich eingewandert, so hatten sie erst einen Teil des Eiweißes verzehrt, und der Embryo war noch intakt. In vielen Fällen war aber der Embryo infolge des Eiweißmangels eingegangen oder selbst von den Parasiten gefressen worden.

Zu den histologischen Untersuchungen wurde die Kalkschale des Eies vorsichtig geöffnet und der Embryo zur Konservierung herausgeholt. Die Fixierung gelang jedoch nicht immer so gut, wie die der ausgeschlüpften Tiere, da der starke Eiweißgehalt im Körper des Embryo sich bei der Konservierung als hinderlich erwies. Doch konnten etwa vom 10. Tage nach der Eiablage an für unsere Zwecke ausreichende, histologische Präparate gewonnen werden. Die Entwicklung von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der jungen Schnecke war nach meinen Beobachtungen meistens schon nach 20 Tagen beendet, während Meisenheimer 25—26 Tage, und Künkel 25—30 Tage angibt. Vielleicht läßt sich diese Differenz in der Schnelligkeit der Entwicklung dadurch erklären, daß sich die von mir untersuchten Eier ja unter künstlichen, scheinbar besonders günstig wirkenden Lebensumständen, im feuchten Moos ausgebreitet, befanden. Die Schneckenschale war schwach schon vom 11. Tage der Embryonalentwicklung im Ei an zu erkennen. Natürlich zeigten sich Unterschiede im Entwicklungstempo der verschiedenen Individuen. Vereinzelte Embryonen waren, obwohl normal gebildet, viele Tage hinter den andern zurück. So lieferte z. B. ein Embryo aus einem 31 Tage alten Ei, der aus irgendwelchen Gründen in seiner Fortbildung stehengeblieben war, einen sehr guten histologischen Befund, der aber dem von normalen 16 Tage alten Embryonen entsprach. — Vom 10. Tage nach der Eiablage an bis zum 3. Tage nach dem Ausschlüpfen wurden täglich mehrere Individuen konserviert, um eine fortlaufende Entwicklungsreihe der Hautdrüsen zu erhalten. Um dann die immer stärker werdenden individuellen Verschiedenheiten möglichst auszuschalten, wurden die Tiere in größeren Abständen konserviert; vom 3. Tage nach dem Ausschlüpfen an wöchentlich bis zu 6 Wochen, dann monatlich bis zu einem halben Jahre und schließlich viertel- und halbjährlich bis zum erwachsenen Zustande im 3. Lebensjahre.

Es wäre noch zu erwähnen, daß zum Vergleich einige Embryonen andrer Schnecken, z. B. von *Paludina* und *Cepaea*, untersucht wurden. Da die Verhältnisse bei diesen Gastropoden schon von Herfs u. a. näher beschrieben worden sind, erübrigte sich ein weiteres Eingehen auf diese Objekte, wenigstens voläufig.

Technik.

Vor der Fixierung wurden die Tiere nicht betäubt. Embryonen und jüngere Exemplare wurden nach Entfernung der Schale, möglichst in ausgestrecktem Zustand, mit der meist heißen Konservierungsflüssigkeit übergossen. Bei erwachsenen Tieren wurden bestimmte Stücke herausgeschnitten, wie z. B. am Mantelwulst, am Fußrand oder Fußrücken, und in das Fixierungsmittel gebracht. Um eine zuverlässige Fixierungsflüssigkeit speziell für die Entwicklungsserien zu erhalten, probierte ich erst die Brauchbarkeit einiger häufigerer Konservierungsmittel aus. So kamen zur Anwendung: Zenker-Eisessiggemisch, Zenker-Formol, 5%iges Sublimat, konzentriertes Sublimat, Flemmings Gemisch, 96%iger Alkohol und 5—8%iges Formol. Die histologisch saubersten Konservierungen lieferte Zenker-Eisessig, welcher sich auch besonders an embryonalen Objekten als vorteilhaft erwies. Es zeigte sich aber der Nachteil, daß bei dieser Fixierung die Kalkdrüsen der Haut durch die Essigsäure mehr oder weniger stark in Mitleidenschaft gezogen wurden. Konzentriertes Sublimat vermied diesen Fehler, indem es die Kalkkonkretionen völlig unbeeinflußt ließ und sonst auch sehr gute histologische Bilder lieferte. Bei meinen Untersuchungen wendete ich also diese beiden Fixierungsmittel immer so an, daß sie sich gegenseitig ergänzen konnten.

Die Schnittdicke betrug durchschnittlich 5 μ; in besonderen Fällen wurden auch Schnitte von 3 μ oder 10 μ Stärke hergestellt. Die Färbung erfolgte nur am fertigen Objektträger. Es wurden auch hier wieder eine Anzahl Färbemethoden ausprobiert, um die geeignetste für die weiteren Untersuchungen zu finden. Einzelheiten der Zellstruktur zeigten sich gut mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin, eventuell verbunden mit den Plasmafarbstoffen Eosin oder Säurefuchsin. Schöne Übersichtsbilder erhält man mit Hämatoxylin (nach Delafield), gefolgt von Säurefuchsin oder Eosin. Jedoch zeigte sich hier der Nachteil, daß man mit schwach salzsaurem Alkohol das Hämatoxylin differenzieren mußte, wodurch die Kalkdrüsen geschädigt wurden. Ich ersetzte daher das regressiv anwendbare Hämatoxylin durch das progressiv färbende Hämalaun, wodurch sich dem Mangel abhelfen ließ. Als Nachfärbung erwies sich für Hämalaun Lichtgrün als ausgezeichnet. Zur Unterscheidung bestimmter Drüsen gebrauchte ich die Dreifachfärbungen Hämatoxylin (Delafield)-Eosin-Bismarckbraun oder Hämalaun-Lichtgrün-Bismarckbraun. Eine gute Darstellung der einzelnen Drüsensecrete und zugleich der Kerne erhält man durch die metachromatischen, basischen Anilinfarbstoffe, wie Safranin, Gentianaviolett, Methylenblau. Durch Hoyer (1890) wurde ich schließlich auf den ebenfalls metachromatischen Anilinfarbstoff Thionin aufmerksam, der weitaus die besten Präparate, gerade für die Entstehung der embryonalen Drüsen, lieferte. Leider hat diese vortreffliche Tinktion den Nachteil, daß sie sich sehr bald wieder entfärbt, und zwar beim embryonalen Gewebe wahrscheinlich wegen dessen Zartheit am schnellsten. Ich habe für meine Entwicklungsreihen die drei Färbemethoden,

Thionin, Hämalaun-Eosin und Hämalaun-Lichtgrün nebeneinander gebraucht, da sie sich sehr gut ergänzten und jede von ihnen ein besonderes Charakteristikum zeigte.

Es ergab sich die Notwendigkeit, den Nachweis des Kalkes in den Geweben auf einem specifischen mikrochemischen Wege zu führen, da mit einer der oben aufgeführten Färbungen die Identität einer Kalkdrüse nicht unbedingt sicher festzustellen war. Von den Methoden, die Zill angibt, erwies sich die Silbernitratprobe nach Kossa als die brauchbarste. Der Kalk färbte sich bei dieser Behandlung schwarzbraun, so daß man immer ein sicheres Beweismittel dafür erhielt, wo Kalk im Gewebe vorhanden war, wenn auch die histologische Struktur der Zellen meistens durch die chemische Umwandlung verwischt wurde. Auch mußte schon eine gewisse Menge von Kalk an der betreffenden Stelle angehäuft sein, damit eine Reaktion eintrat. Die Schnitte kamen für 1—$1^1/_2$ Stunden in 5%iger Silbernitratlösung in helles Sonnenlicht. Dann wurden sie gründlich in Aqua destillata abgespült. Es folgte eventuell ein kurzes Eintauchen in 2%ige Pyrogallussäurelösung. Nach Abspülen mit Aqua destillata wurde der Objektträger zur Entfernung des überschüssigen Silbersalzes in 5%ige wäßrige Natriumthiosulfatlösung gebracht, wo er etwa 5 Minuten verblieb. Zum Schluß wurde noch einmal gründlich mit Aqua destillata ausgewaschen. Als Nachfärbung für die übrigen Gewebe diente Safranin oder Thionin. — Mit Purpurin, das die Kalkdrüsen rot färbte, erhielt ich nur sehr schwache und undeutliche Tinktionen, was in noch stärkerem Maße bei dem ebenfalls von Zill vorgeschlagenen Alizarin der Fall war. — Auch Versuche mit Ammoniumoxalat wurden angestellt. Da jedoch die Thioninfärbung die charakteristische Struktur der Kalkconcremente erkennen ließ, genügte mir zur chemischen Identifizierung die Silbernitratprobe. — Wenn man augenblicklich den Kalk an einem Schnitt nachweisen will, braucht man nur unter dem Mikroskop einen Tropfen Essigsäure zuzusetzen, worauf der Kalk sich unter Bildung von CO_2-Bläschen auflöst. Ich habe ebenso, wie es auch Zill getan hat, möglichst immer solche durch Säuren entkalkte Vergleichspräparate mit denselben Reagentien behandelt wie die normalen.

I. Histologie des Körperepithels.

Das Hautepithel von *Helix pomatia* ist im Bereich des ganzen Körpers einschichtig und zeigt einen dementsprechenden fast schematischen Bau. Die Bewimperung ist bei den Landschnecken nur noch auf bestimmte Bezirke beschränkt. Bei sämtlichen Autoren finden wir als feststehende Tatsache verzeichnet, daß die Fußsohle einen Cilienbesatz trägt. Dagegen sind die Angaben von Brock (1886) für *Agriolimax agrestis*, deren Richtigkeit ich unabhängig von ihm für die Weinbergschnecke bestätigen konnte, in der späteren Literatur ganz übersehen worden, daß nämlich auch am Fußsaum von der Sohle bis zu einer kleinen seitlichen Einbuchtung des Fußrandes und ferner am Mantelwulst rings um das Atemloch sich Wimpern befinden. So wird in der Übersicht im Bronnschen Handbuch nur erwähnt, daß nach Leydig bei einigen *Helix*-Arten und bei *Limax arborum* und nach

Eckardt bei Vitrinen die Gegend des Pneumostoms flimmert. Erst Herfs (1925) hat diese bewimperten Zonen bei einer ganzen Reihe von Gastropoden festgestellt. — Die Behauptung Burkhardts (1916), daß die schalenbedeckten Mantelepithelien einen Bürstensaum tragen sollen, kann ich jedoch aus meiner Erfahrung nicht bestätigen. Diese Körperpartien sind ebenso wie alle sonstigen nicht-flimmernden von einer Cuticula bedeckt, deren Dicke an den verschiedenen Regionen variiert. — Eine Basalmembran grenzt die Epithelzellen nach dem Bindegewebe zu ab.

Im embryonalen Zustand zeigt das Epithel ein noch wenig ausgeprägtes Bild. Die Grenzwände der einzelnen Zellen zueinander ebenso wie die Cuticula sind entweder gar nicht oder nur sehr schwach zu sehen. Distal weisen die Epithelzellen Ausbuchtungen und Zacken nach außen auf, so daß ein unregelmäßiges Aussehen entsteht (Abb. 36, 51, *ep*). Der Kern fällt in diesen embryonalen Stadien auch durch seine verhältnismäßige Größe auf. Sehr häufig sieht man, ebenso wie im regenerierenden Gewebe, zahlreiche Mitosen (Abb. 1). Ihre Spindelachse ist meistens senkrecht zur Zellachse gestellt; doch habe ich auch Fälle beobachtet, bei denen die Kernteilungsfigur sich in der Parallelrichtung zur Höhe der Epithelzelle einstellte. Es ist anzunehmen, daß dann später eine Drehung des einen Kernes um 90° eintritt, da eine Vermehrung der Epithelzellen nur in seitlicher Richtung vor sich gehen kann.

Abb. 1. Mitose. Fußrand eines 16 Tage alten Embryos. Zenker. Tionin. Vergr. etwa 700fach.

Noch im Laufe der Embryonalentwicklung erfolgt die schärfere Ausbildung des Epithels, indem sich die einzelnen Zellen deutlicher voneinander und vom Bindegewebe abheben. Die erste schwache Anlage einer Cuticula beobachtete ich bei etwa 13 Tage alten Embryonen, und zwar schien mir die Entwicklung in dem Fußepithel etwas rascher zu gehen als in dem des Mantels. Die Cuticula bleibt noch sehr lange äußerst zart (Abb. 41, 42, 62, *cu*); erst bei mehrere Monate alten Tieren beginnt sie sich durch allmähliche Verdickung deutlicher abzuheben. Die Bewimperung der entsprechenden Hautstellen ist dagegen schon früher zu beobachten. Bei 11 Tage alten Embryonen, die ich untersuchte und die noch keine Spur einer Cuticula zeigten, waren schon zarte Flimmern an der Fußsohle zu erkennen (Abb. 43–46, *Wi*). Die Wimpern erreichen dann bald nach dem Ausschlüpfen eine erhebliche Länge.

Eine große Rolle spielte bei den früheren Beobachtern der Schnekkenhaut die Frage nach den Intercellularräumen des Epithels. Leydig

hat derartige Spalten zwischen den einzelnen Epithelzellen zuerst erwähnt und geglaubt, daß diese Intercellularräume der Aufnahme von Wasser in das Blut dienten. Schon v. Ihering (1878) widerspricht ihm, da er keine derartigen Kanälchen finden könne. Nalepa (1883) nahm die Leydigsche Theorie wieder auf. Künkel (1916) stellte dagegen fest, daß diese sogenannten Pori aquiferi nicht existieren, sondern daß das Wasser in die Haut teils durch die Schleimdrüsenöffnungen, teils auf osmotischem Wege durch die Epithelzellen aufgenommen wird. Ich konnte an gut konservierten Präparaten auch keine derartigen Intercellularräume sehen; höchstens am Mantelepithel traten, wie es schon Burkhardt beschrieben hat, spindelförmige Spalten zwischen den einzelnen Zellen auf, die ich aber mit diesem Verfasser für postletale Veränderungen halte, da dieses sonst der Schale anliegende Gewebe bei der Präparation wahrscheinlich gedehnt wird. Siebert (1913) nimmt für *Anodonta* denselben Standpunkt ein.

Das gesamte von der Schale nicht bedeckte Epithel, d. i. der Fuß und der verdickte, halbkreisförmige, weiße Mantelwulst, wird von zahlreichen Ausführgängen der verschiedenen subepithelialen Drüsen durchbohrt. Epitheliale Drüsen, Becherzellen, wie sie bei den Prosobranchiern vorkommen, existieren bei *Helix pomatia* nicht mehr.

Das drüsenfreie, von der Schale bedeckte Mantelepithel hat die secretorische Funktion, die zum Aufbau des Gehäuses nötigen Stoffe zu liefern. Zu diesem Zweck ist der dem Mantelwulst zunächst liegende Teil dieses Epithels bei jungen Tieren besonders differenziert, indem sich eine Mantelrinne und ein Drüsenpolster gebildet haben. Die Abb. 2 zeigt eine Übersicht über die Verteilung der verschiedenen Epithelien und Hautdrüsen.

A. Das Epithel des Fußes.

Am Fuß können wir zwei Epithelregionen unterscheiden. Der Fußrücken, zu dem auch die Seiten des Fußes zu rechnen sind, zeichnet sich schon makroskopisch durch seine warzige Oberfläche aus, während die Sohle ganz glatt erscheint.

Das Epithel der Fußsohle ist durch seine außerordentliche Höhe und vor allem durch seinen langen Wimperbesatz charakterisiert. Man kann sich ja leicht erklären, daß die Cilien gerade hier an diesem der Fortbewegung dienenden Körperteil sich als nützlich erweisen, wenn sie in dem von den Sohlendrüsen abgesonderten Kriechschleim funktionieren. Die einzelnen Epithelzellen sind außerordentlich hoch. Die Schnittbilder scheinen deswegen hier, da die Zellen leicht schräg ange-

schnitten werden, häufig auf ein mehrschichtiges Epithel hinzudeuten. Doch habe ich mich durch Vergleich mit andern Präparaten von der Einschichtigkeit auch des Sohlenepithels überzeugen können. Die Höhe der ausgewachsenen Zellen beträgt etwa 35—40 μ, ihre Breite etwa 8—10 μ. Der Zellinhalt erscheint fein gekörnelt. Die langgestreckten elliptischen Kerne liegen etwas mehr dem basalen Zellende genähert. Sie enthalten verhältnismäßig wenig Chromatin, von dem sich die vorhandenen ein bis zwei Nucleoli kaum abheben. Äußerst dicht sitzen der Zelle distal die 5—7 μ langen feinen Cilien auf. Diese wurzeln in einer Reihe von Basalkörnern, die aber bei der angewandten ZENKER-Fixierung meist eine geschlossene Linie bilden (Abb. 12, 14, 31, *Wi*). Nur selten konnte ich in günstigen Fällen die einzelnen Körner unterscheiden. Man bemerkt oft eine Art Saum am Grunde der Wimpern, den diese erst zu durchbohren scheinen. Doch glaube ich, nach andern Bildern schließen zu können, daß es sich hier um Verklebungen am Grunde der Flimmern handelt, und daß diese letzteren ohne besondere Cuticula von ihren Basalkörnern ausgehen, die aber etwas unter der distalen Grenzlinie der Epithelzelle liegen. (In den Abbildungen ist nur eine Linie gezeichnet.) Bei Embryonen sind, wie schon erwähnt, die Cilien erheblich kürzer und zarter und gehen daher leicht verloren (Abb. 43 bis 48, *Wi*).

Eine eigentümliche Beobachtung, die bisher in der Literatur nicht erwähnt ist, kann man an diesen Sohlenepithelien von noch im Ei befindlichen Tieren machen. Fast stets liegen distal vom Kern einige Kügelchen, die von einem hellen Schein, also einer Vacuole, umgeben sind (Abb. 43 –48, *eiw*). Diese Gebilde färben sich mit Thionin grünlich-blau, mit Hämalaun-Lichtgrün hellgrün, mit Hämalaun-Eosin rot. Aus dieser acidophilen Tinktion scheint mir, zugleich im Vergleich mit entsprechenden Drüsensecreten, hervorzugehen, daß es sich hier um Eiweißkörper handelt, die vielleicht zur Reserve in dem Fußsohlenepithel abgelagert sind. Man muß dabei bedenken, daß auch die inneren Organe der Embryonen von Eiweißmassen erfüllt sind, da sich ja die Tiere in diesem Entwicklungszustand von solchen Substanzen ernähren. Ich konnte nicht beobachten, daß etwa diese Eiweißkugeln aus dem Epithel ausgestoßen wurden. Mit dem Augenblick des Ausschlüpfens aus dem Ei waren auch diese merkwürdigen Einlagerungen verschwunden, wahrscheinlich resorbiert.

In der Sohle mündet, im Gegensatz zu den andern Regionen des Körpers, nur eine charakteristische Drüsenart, wenn auch in erheblicher Anzahl, aus, die Sohlendrüsen (Abb. 2, *Sd*). Es können ferner auch ver-

streute Pigmentdrüsen an der Fußsohle sich vorfinden, die ja überall aufzutreten pflegen (Abb. 31).

Der im Vorhergehenden beschriebene Epitheltypus ist jedoch nicht nur auf die Sohle beschränkt, wie BURKHARDT und die meisten anderen Beobachter annehmen, sondern setzt sich noch ein Stück an den Fußrändern aufwärts bis zu einer beiderseitigen kleinen Einbuchtung fort

Abb. 2. Schematisierter Querschnitt durch eine etwa 3 Monate alte Schnecke, in der Gegend der Atemhöhle. Vergr. etwa 27fach. *AH* Atemhöhle; *AT* Atemloch; *Dp* Drüsenpolster; *Ed* Eiweißdrüsen; *Fu* Seitenrinne des Fußes; *HMW* Hintere Wand des Mantelwulstes; *Kd* Kalkdrüsen; *LD* Lungendach; *Md* Manteldrüsen; *Ri* Mantelrinne; *Sd* Sohlendrüsen; *VMW* Vordere Wand des Mantelwulstes; *Wi* Wimpersaum.

(Abb. 2, *Fu*). Diese Seitenrinne war nur an einem Teil meiner Präparate klar zu erkennen. Sie scheint also nicht bei allen Individuen gleich stark ausgebildet zu sein. Am Vorderkörper wird sie meist tiefer. Die Wimpern der Fußsohle reichen den Fußsaum entlang bis genau zur Mitte der Einbuchtung, wo sie bis zu ihrem Verschwinden immer kleiner werden (Abb. 2, *Wi*). Die Sohlendrüsen reichen dagegen auch noch auf die andre unbewimperte Seite der Rinne hinüber. Nachdem ich diese Verhältnisse schon beobachtet hatte, fand ich zufällig am Ende der

Arbeit von Brock (1886) über »Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten . . .«, sozusagen im Anhang, gleiche Befunde erwähnt. Vielleicht werden durch diese Feststellungen die Angaben Leydigs und Sempers, daß bei *Arion*, *Helix lapicida* und *Buliminus radiatus* die Seitenwände des Fußes flimmern, wenigstens für den Fußsaum, bestätigt. In neuerer Zeit sind ganz unabhängig voneinander bei den verschiedensten Pulmonaten derartige Fußrinnen beobachtet worden, so von Herfs (1925) und von Wächtler (1929). Barr (1928) hat bei *Arion ater* sogenannte »Peripodial grooves« ausführlicher beschrieben, die auf beiden Seiten zwischen dem Fußsaum und der Körperwand entlang laufen und sich in die Schwanzdrüse öffnen sollen, um das Secret der Hautdrüsen des Fußsaumes dorthin zu bringen. – Einmal beobachtete ich auch, daß die erwähnten Seitenrinnen von *Helix pomatia* sich in einer Schnittserie mit der Mündung der Fußdrüse, die zwischen Unterlippe und Fußrand liegt und histologisch eine ähnliche Struktur wie diese Furchen hat, zu vereinigen schienen. Möglicherweise liegt hier ein entsprechender Fall vor, wie ihn Barr viel deutlicher bei *Arion ater* gesehen hat. Bei der Weinbergschnecke würden dann diese Seitenkanäle ihr eigenes Secret und vielleicht noch das der anliegenden Hautgebiete zur Fußdrüsenmündung bringen, da es eine Schwanzdrüse bei dieser Art nicht gibt.

Der Fußrücken zeigt ein zylindrisches Epithel, das im ausgewachsenen Zustande zwischen 15—20 μ Höhe und 6—8 μ Breite variiert (Abb. 16, 23, 24, 27, 28, 30, *ep*). Das Zellplasma scheint homogen gekörnelt. Die Kerne sind oval bis elliptisch gestaltet und liegen eher dem basalen Zellende genähert. Sie enthalten eine Menge Chromatinbrocken, unter denen mitunter ein bis zwei Nucleoli hervortreten. Distal werden die Epithelzellen von einer deutlichen Cuticula begrenzt (*cu*). Ihre größte Mächtigkeit hat die Cuticula am Mundeingang aufzuweisen. Am Fußrücken kommen alle Typen der Hautdrüsen vor. Die dichteste und stärkste Ausbildung erreichen sie am unteren Fußrand in der Nähe der Sohle. Hier zeigen sie sich auch schon auf einer frühen Entwicklungsstufe, während die oberen Partien des Fußrückens noch ein embryonales Plattenepithel ohne Drüsen besitzen (Abb. 2). Epithel und Drüsen entwickeln sich dann ganz allmählich im Laufe der ersten Lebensmonate dorsalwärts aufsteigend. Jedoch werden schließlich an älteren Tieren die Epithelzellen der obersten Rückenregionen höher als die des Fußrandes und zeigen auch eine bedeutend dickere Cuticula als diese. Die Hautdrüsen dagegen sind hier schwächer als am unteren Fußrand ausgebildet.

Die warzigen Unebenheiten des Fußrückens sind von SWAMMERDAM (1737) für die »Drüsgen« der Haut gehalten worden. Die histologische Struktur einer Einsenkung zwischen zwei derartigen Hautrunzeln, die natürlich nichts mit der Secretion zu tun haben, ist von BURKHARDT (1916) beschrieben worden. Unter meinen Präparaten fanden sich solche von einem 8 Monate alten Tier, die besonders ausgeprägt diese Verhältnisse wiedergaben (Abb. 3). Das Epithel einer derartigen Einsenkung wird ganz flach und dafür in die Breite ausgezogen. Die Höhe der Zellen sinkt dabei von etwa 10 μ bis auf etwa 3 μ; die Breitenausdehnung steigt dagegen von etwa 8 μ bis auf etwa 20 μ. Die Kerne legen sich dementsprechend auch um und sind leicht plattgedrückt. Eine wesentliche Beobachtung, die schon BURKHARDT machte, ist, daß die Cuticula in dieser Furche gänzlich zu verschwinden scheint. HOFFMANN gibt im BRONNschen Sammelwerk (1925) seiner Ansicht dahin Ausdruck, daß es sich bei diesen cuticulalosen Stellen um Ele-

Abb. 3. Epithel einer Einsenkung des Fußrückens. 8 Monate altes Tier. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 560fach. *cu* Cuticula; *ep* Epithelzellen.

mente einer Hautatmung handelt, wie er es bei Vaginuliden feststellen konnte, wo Blutgefäße an diese Partien heranführten.

Im Bindegewebe des Fußes, dicht unter dem Epithel, wurden besonders in den dorsalen Teilen zahlreiche verästelte Chromatophoren beobachtet, die in ihrer Struktur ganz den noch zu beschreibenden Chromatophoren des Lungendaches glichen, nur daß sie etwas kleiner als diese waren.

Bei Tieren, die eine bestimmte Altersgrenze von mehreren Monaten erreicht haben, findet man weite Strecken des Fußrücken-, selten des Sohlenepithels, distal mit kleinen Körnchen von gelber Eigenfarbe angefüllt, die schon ZILL (1924) beschrieben hat (Abb. 23, 28, 30, *pi*). Bei Tinktion mit Hämalaun-Eosin bleibt ihre goldgelbe Eigenfarbe am besten erhalten; Hämalaun-Lichtgrün verwandelt sie in ein Grünlich-Gelb. Mit Thionin werden diese Körnchen dunkelgrün. Von Konservierungsmitteln bewahrt ZENKER sie sehr gut, während sie bei Sublimat meist ganz verschwinden. Da diese »Pigmentkörnchen« des Epithels immer zusammen mit den »Pigmentdrüsen« auftreten, werde ich auf die ganze Frage bei der Behandlung dieser Drüsen zurückkommen.

B. Das Mantelepithel.

Ehe ich auf die Behandlung des eigentlichen Mantelepithels, das sich unter der Schale befindet, eingehe, muß ich noch eine Epithelregion besprechen, die gewissermaßen den Übergang vom Fuß darstellt, d. i. der Mantelwulst. Er bedeutet eine verdickte, durch ihren Drüsengehalt weißlich aussehende Hautduplikatur, die beim ausgestreckten Tier den Schalenrand halbkreisförmig vorn umfaßt. Bei ausgewachsenen Individuen sieht man nach dem Kopfrücken zu noch einige »Nackenlappen« vom Mantelwulst ausgehen. Wir unterscheiden zwischen einer hinteren, dem Fußrücken anliegenden, und einer vorderen Wand des Mantelwulstes. Beide sind durch eine mehr oder weniger scharfwinkelige Umbiegung getrennt (Abb. 2, *HMW* und *VMW*). Die erwähnten Nackenlappen entstehen dann durch Auswachsen dieser Kante. Auf der rechten Seite öffnet sich die Atemhöhle nach außen (*AH*). Das runde Atemloch (*AT*) ist in einem gewissen Umkreise von einem Wimpersaum auf dem Mantelwulst umgeben; diese Cilien setzen sich noch ein Stück in den Atemgang hinein fort (Abb. 2, *Wi*).

Histologisch zeigt das Epithel des Mantelwulstes einen kubischen Charakter. Während die Zellen an der hinteren Wand etwa 10 μ in der Höhe und 8 μ in der Breite messen (Abb. 11, *ep*), werden sie an der vorderen Wand etwas höher, etwa 15 μ. Ihre Breite bleibt dagegen auch hier bei etwa 8 μ (Abb. 10, 19, 20, 25, 29, 59, 60, *ep*). Das Plasma ist homogen feinkörnig. Die Kerne sind oval bis elliptisch und dem basalen Zellende genähert. An der hinteren Wand erscheinen sie mehr rund. Die Verteilung des Chromatins in viele Bröckchen und das Vorhandensein von ein bis zwei selten sichtbaren Nucleoli entspricht den schon geschilderten Verhältnissen des Fußepithels. Die Cuticula entsteht an den Zellen des Mantelwulstes später als an denen des Fußrückens und erreicht auch nicht die Stärke wie diese (*cu*). Besonders spät und schwach ausgebildet ist sie an der hinteren Wand des Mantelwulstes. Das Flimmerepithel der Atemlochregion entspricht in seiner Struktur dem der Fußsohle; nur erlangt es keine derartige Zellenhöhe wie dieses (Abb. 21, *ep*). Der Mantelwulst zeigt sich von Hautdrüsen erfüllt, die beim ausgewachsenen Tier fast das ganze Bindegewebe verdrängen. An der vorderen Wand kommen alle Drüsenarten vor, die wir bei der Weinbergschnecke finden. An der hinteren Wand zeigen sich nur Mantel- und Eiweißdrüsen, wenn auch in sehr großer Anzahl. Häufig sieht man auf dem Schnitt abgeschiedenes Secret außerhalb des Epithels liegen; besonders stark finden sich derartige Ansammlungen

an der Mündung des Atemlochs und in der Furche zwischen der hinteren Mantelwulstwand und dem Fußrücken.

An die vordere Wand des Mantelwulstes schließt sich das eigentliche immer von der Schale bedeckte Mantelepithel an, das keine Drüsen aufweist und am Aufbau des Gehäuses durch Secretion mitwirkt. Zu diesem Zwecke ist das erste Stück des Mantelepithels bei noch nicht ausgewachsenen Tieren besonders differenziert. Es besteht aus der Mantelrinne und dem Drüsenpolster. Auf diese Region, von der die Schalenbildung ihren Ausgang nimmt, folgen die Epithelien des Lungendaches und des Eingeweidesackes. — Als erste beschrieben Longe und Mer (1880) die Differenzierung des Mantelrandes. Dieser »cutogene Apparat«, sowohl Mantelrinne als auch Drüsenpolster, soll nach diesen Autoren die Schalencuticula erzeugen, auf der dann die hinteren Gebiete des Mantelepithels Kalk ablagern. — Nach M. de Villepoins (1892) ausführlichen Untersuchungen an *Helix aspersa*, einer nahen Verwandten unserer Weinbergschnecke, ist es Aufgabe nur der Mantelrinne, die Schalencuticula oder das Periostracum abzuscheiden, das dann durch die vom Drüsenpolster und dem weiteren Mantelepithel secernierten, mit Eiweiß gemischten Kalkmengen verstärkt wird. — Biedermann (1902), der an der Schneckenschale eine organische Cuticula, eine äußere Stalaktitenschicht und eine innere Blätterschicht unterscheidet, glaubt, daß diese drei Lagen von den drei entsprechenden Mantelregionen, Mantelrinne, Drüsenpolster und dem restlichen Mantelepithel erzeugt werden. — Techow (1910) konnte durch Regenerationsversuche an den Schalen feststellen, daß nur der Mantelrand die Fähigkeit besaß, ein normales Schalenstück zu regenerieren, während Verletzungen des Gehäuses über dem sonstigen Mantelepithel nur zu unregelmäßigen Kalkabscheidungen unter einem organischen Häutchen führten, die etwa ein Äquivalent der inneren Schalenlage darstellten. — Burkhardt (1916) schließt sich auch den vorhergehenden Autoren an. — Nach Neumanns (1928) Beobachtungen an *Paludina vivipara* scheidet die Mantelrinne das Periostracum ab, der »Drüsenkomplex« die äußere Kalkschicht des Ostracums, das »Dorsalepithel« dagegen macht einen Funktionswechsel durch; zuerst soll es die zweite Schicht des Ostracums, die der Biedermannschen Stalaktitenlage entspricht, secernieren, dann eine Hypostracumschicht. — Reichert (1928) teilt für *Cepaea hortensis* die Schale in das Periostracum und eine variable Anzahl gleichwertiger Kalkschichten ein. Während auch nach ihm das Periostracum in der Mantelrinne entsteht, fühlt er sich nicht in der Lage, eine eindeutige Darstellung der Verteilung der einzelnen

Kalkschichten auf die verschiedenen secernierenden Mantelregionen zu geben.

Es würde über den Rahmen dieser histologischen Arbeit hinausgehen, wenn ich versuchte, in dieses Problem tiefer einzudringen. Im allgemeinen wird man sagen können, daß das gesamte Mantelepithel ein Gemisch von organischer Substanz und Kalk produziert, aus dem je nach seiner an den verschiedenen Mantelregionen wechselnden Zusammensetzung die einzelnen Schalenschichten hervorgehen. Es ist mir fast nie gelungen, in den secernierenden Zellen den Kalkgehalt nachzuweisen, wahrscheinlich weil die enge Verbindung mit dem ebenfalls zur Ausscheidung bestimmten organischen Stoff die specifischen chemischen Reaktionen hinderte. Nur einmal färbten sich einige Körner im Drüsenpolster mit Silbernitrat schwarz. Nach der Ausscheidung des Secrets wird der Kalk sich von der organischen Masse trennen und auskrystallisieren, wie es die obengenannten Autoren und Steinmann (1889, 1901), der derartige Vorgänge auf künstlichem Wege nachahmte, nachgewiesen haben. Es ist noch als interessant zu erwähnen, daß nach Biedermann der abgeschiedene Kalk zuerst aus Calciumdiphosphat besteht, der sich bei der weiteren Ablagerung in Calciumcarbonat umwandelt. Das secernierende Epithel erhält den Kalk wahrscheinlich durch die Leibesflüssigkeit aus den Kalkreserven der Leber und den von Reichert beschriebenen Kalkdepots des subepithelialen Mantelgewebes zugeführt. Barfurth (1880) stellte phosphorsauren Kalk in großer Menge in den Leberfollikeln fest, der sich bei Beschädigungen der Schale verminderte, da er zur Ausbesserung diente. — Wie schon aus der oben besprochenen Literatur und vielen andern Spezialarbeiten hervorgeht, findet sich ein ähnliches schalensecernierendes Mantelepithel mit den entsprechenden Differenzierungen nicht nur bei sämtlichen daraufhin untersuchten Gastropoden, sondern auch bei Acephalen.

1. Das Epithel des Mantelrandes.

Am Mantelrand einer noch im Wachstum befindlichen Schnecke unterscheiden wir, wie schon öfters hervorgehoben, die Mantelrinne, den »sillon palléal«, und das Drüsenpolster, das »bandelette palléale«. Für *Helix aspersa* liegen die Untersuchungen von M. de Villepoix vor, für *Helix pomatia* nur solche von Burkhardt. Da gerade die letztere Arbeit einige Ungenauigkeiten und Irrtümer enthält und keine sonstigen Beschreibungen dieser histologischen Verhältnisse speziell für unsre Weinbergschnecke vorhanden sind, ist es wohl angebracht, an

Hand von naturgetreuen Abbildungen die Struktur des Mantelrandes bei dieser Art noch einmal zu erörtern.

Abb. 4 zeigt einen Schnitt durch die betreffende Region eines 4 Wochen alten Tieres. Auf die vordere Wand des Mantelwulstes (*VMW*)

Abb. 4. Querschnitt durch Mantelrinne und Drüsenband. 1 Monat alt. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 350fach. *cu* Cuticula; *Dp* Drüsenpolster; *HREP*$_1$ und *HREP*$_2$ die beiden Epithelregionen der hinteren Mantelrinnenwandung; *LD* Lungendach; *Mu* Muskulatur; *Ri* Mantelrinne; *VMW* Vordere Mantelwulstwand; *VREP* Epithel der vorderen Mantelrinnenwand.

folgt zunächst die Mantelrinne (*Ri*), eine etwa 250—350 μ tiefe Einbuchtung, die den Mantelrand halbkreisförmig umgibt, und die über den wachsenden Schalenrand gestülpt wird. Es treten zu diesem Zwecke,

wie schon Burkhardt richtig bemerkte, eine Reihe Muskelfasern (*Mu*) an das Epithel heran. Etwa bis zur Mitte der vorderen Wandung der Mantelrinne setzt sich das typische Mantelwulstepithel fort. Es münden hier sogar noch häufig kleine Mantelschleimdrüsen aus.

Dann schließt sich ein secernierendes Epithel (*VREP*) an, dessen Höhe etwa 30 μ beträgt. Die sehr chromatinreichen, länglichen Kerne liegen basal, von einem kleinen Rest Plasma umgeben. Der ganze distale Teil der Zellen hat ein helles, schaumiges Ansehen angenommen. In diesem Altersstadium sind keine besonderen Secretgebilde mehr in den Maschen zu sehen. Die Rinne zeigt am Grunde noch eine immer vorkommende kleine Einbiegung nach vorn, die von einigen Übergangszellen bekleidet wird, welche nur wenige Secrettröpfchen in ihrem dunklen Plasma aufzuweisen haben.

Es folgt nun in dem ersten Abschnitt der hinteren Rinnenwandung ein außerordentlich hohes, fast drüsiges Gewebe ($HREP_1$), das die Aufmerksamkeit der früheren Autoren am stärksten auf sich gezogen hat. Burkhardt (1916) hat behauptet, daß dieses Epithel ausgesprochen mehrschichtig sei, und auch eine dementsprechende Abbildung gegeben. Diese Darstellung wird nun von allen neueren Autoren als Gegensatz zu den Verhältnissen bei andern Schnecken zitiert, bei denen das secernierende Epithel des Mantelrinnengrundes immer einschichtig sei. Burkhardt scheint hier einer Täuschung zum Opfer gefallen zu sein. Durch die tiefe Einsenkung dieser Zellen in das darunterliegende Bindegewebe werden sich natürlich häufig Schnittbilder ergeben, auf denen mehrere hintereinanderliegende Zellen angeschnitten erscheinen. Doch haben mich Vergleiche von zahllosen Präparaten, besonders ganz jungen, wie Abb. 5 es darstellt, zu der festen Überzeugung geführt, daß es sich hier auch nur um ein einschichtiges Epithel handelt, wie bei der übrigen Bekleidung der Mantelrinne. M. de Villepoix (1892) gibt bei *Helix aspersa* eine Beschreibung des Mantelrinnengrundes, wonach die drüsigen Zellen ganz schräg zu diesem stehende Taschen bilden, so daß auch ein mehrschichtiges Bild vorhanden zu sein scheint. Meisenheimer (1912) hat in seiner Monographie der Weinbergschnecke diese Darstellung übernommen. Vielleicht ist auch Burkhardt in seinem Irrtum durch Villepoix' Angabe bestärkt worden. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß bei *Helix aspersa* die Verhältnisse ähnlich wie bei unsrer Weinbergschnecke liegen. - Die einzelnen Zellen werden bis 50 μ hoch. In ihrem basalen Ende befindet sich ein Rest Plasma, in dem nur einige Vacuolen verteilt sind und das den länglichen elliptischen, chromatinreichen Kern einschließt. Der Hauptteil der Zellen ist in ein Maschen-

werk verwandelt, dessen Waben am distalen Ende zu verschwimmen scheinen und hier kleine, sich acidophil färbende Kugeln enthalten. Die Zahl dieser wahrscheinlich vorwiegend aus einer Eiweißsubstanz bestehenden Tröpfchen schwankt ebenso wie ihre Größe je nach dem augenblicklichen Secretionszustand erheblich.

Es folgt auf dieses hohe drüsige Gewebe am zweiten Abschnitt der hinteren Rinnenwand ein Übergangsepithel ($HREP_2$), dessen Differenzierung für die Secretion nicht so weit fortgeschritten ist. Seine Höhe beträgt etwa 20 μ. Trotz schon vorhandener distaler Wabenbildung erscheinen diese Zellen dunkel, da noch eine Menge nicht umgewandeltes Plasma in den Maschensträngen liegt. Vereinzelt sieht man in den Waben am äußersten distalen Zellende Secrettröpfchen ausgebildet.

An diese Übergangsschicht schließt sich das Drüsenpolster (*Dp*), auch Drüsenband genannt, das ebenfalls in halbkreisförmigem Bogen den Mantelrand umfaßt. Es handelt sich um ein Epithelgewebe, das bis zu einer Tiefe von 150 μ in das Bindegewebe einsinken kann und stark drüsig differenziert erscheint. Die Zellen sind basal abgerundet und etwas bauchig erweitert. An dieser Stelle liegt der elliptische chromatinreiche Kern. Die Secretbildung beginnt auch hier mit dem Auftreten von Vacuolen; doch kommt es nicht zu einer derartigen hellen Netzstruktur, wie es in den Zellen des Rinnengrundes der Fall war, sondern in den Vacuolen bilden sich sofort acidophile Secretkörner in großer Menge, die bald die ganze Zelle bis auf einen Plasmarest um den Kern erfüllen. Man kann in einem Drüsenpolster sehr schön Zellen mit den verschiedenen Secretionsstadien durcheinanderliegend beobachten. Vor und hinter diesem Drüsenband sieht man auch die Übergänge vom normalen Epithel bis zu den tief eingesunkenen Zellen. Herfs (1922) glaubt in den entsprechenden Verhältnissen bei *Paludina vivipara* einen Beweis für die Entstehung der subepithelialen Drüsen aus dem Epithel gefunden zu haben, wenn es sich hier auch um keine specifischen Drüsen handele. Mehrmals beobachtete ich im Drüsenpolster auch Anhäufungen von gelben eigenfarbigen Körnchen, wie sie im nächsten Kapitel besprochen werden. Einmal gelang es mir, wie schon erwähnt, Kalkkörnchen mit Silbernitrat hier nachzuweisen. Nach hinten geht das Drüsenpolster in die Zellen des Lungendaches (*LD*) über.

Um die Verhältnisse des Mantelrandes gerade in bezug auf ihre Ontogenie noch mehr zu verdeutlichen, ist in Abb. 5 ein entsprechender Querschnitt von einem 13 Tage alten Embryo, der schon eine zarte Schale besaß, wiedergegeben. Die Mantelrinne (*Ri*), deren Tiefe erst

125 μ beträgt, zeigt doch schon ihre typische Form. Die Einschichtigkeit des gesamten Epithels ist hier, wenn auch wieder einige Zellen schräg angeschnitten sind, doch sehr deutlich. Die Kerne sind im allgemeinen groß und embryonal. An der vorderen Rinnenwand folgt auf das Mantelwulstepithel (*VMW*), wie oben bei dem älteren Tiere, ein secernierendes hohes Epithel (*VREP*), das ein Auftreten von Vacuolen im Plasma und distal ein schaumiges Aussehen zeigt. Hier sieht man jedoch auch schwach färbbare Secretkugeln in den Maschen liegen, was bei dem späteren Stadium nicht mehr der Fall ist. — Das secernie-

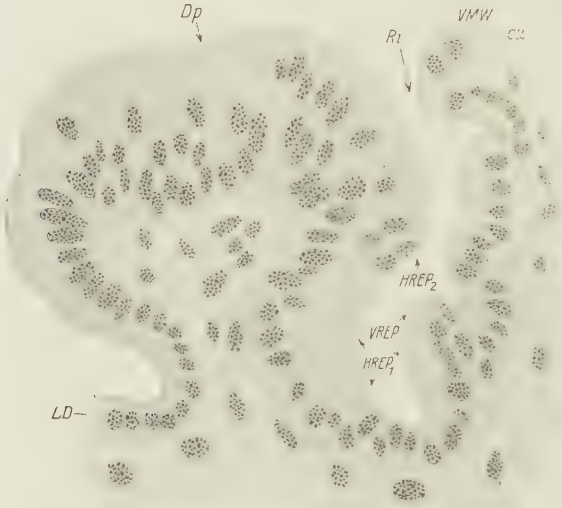

Abb. 5. Querschnitt durch Mantelrinne und Drüsenband. 13 Tage alter Embryo. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 350fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 4.

rende Epithel der hinteren Wand ($HREP_1$) stellt schon den reifen Typus vor, wenn auch die Zellen noch nicht tief eingesunken sind und die Vacuolisierung nicht sehr weit fortgeschritten ist. Distal befinden sich in den Waben eine Anzahl Secrettröpfchen. Die folgenden Übergangszellen ($HREP_2$) sind nur schwach differenziert. Das Drüsenpolster (*Dp*) ist sehr wenig ausgebildet; die Zellen befinden sich erst im Einsinken. Das Plasma weist Vacuolen auf, von denen vereinzelte distale schon Secretkörnchen enthalten. Die Höhe des Drüsenbandes beträgt 55 μ.

Es ist wohl aus dem vorstehenden allgemein zu entnehmen, daß die schwach secernierenden Zellen der vorderen Wand der Mantelrinne

das älteste und äußerste Häutchen des organischen Periostracums hervorbringen, das dann durch die vielleicht schon kalkhaltigen Ablagerungen der Hauptsecretionszellen der hinteren Wand verstärkt wird. Das Drüsenpolster und das folgende Mantelepithel würden für den endgültigen Ausbau der Schale sorgen. — Es wäre noch zu erwähnen, daß alle secernierenden Zellen distal keine Cuticula mehr erkennen lassen, an deren Stelle man häufig Secrettröpfchen aufsitzen sehen kann. — Bei Tieren mit ausgewachsener Schale wird die ganze Mantelrandregion zurückgebildet. Die Mantelrinne bleibt zwar als Einbuchtung bestehen; die sie auskleidenden Epithelien verlieren aber ihre secernierende Struktur und weisen schließlich normale gleichmäßige Epithelzellen auf. Das Drüsenpolster verschwindet dagegen vollständig; seine Zellen bilden nur noch einen Teil des gewöhnlichen Lungendachepithels.

2. Das Epithel des übrigen Mantels.

Am Mantelepithel hinter dem Drüsenpolster kann man zwei Regionen unterscheiden, das Epithel des Lungendaches, das infolge der durchscheinenden Chromatophoren des Bindegewebes schwarz aussieht, und das des Eingeweidesackes, welches dessen sämtliche Windungen bekleidet. Burkhardt glaubte, an dem gesamten Mantelepithel distal einen Bürstensaum mit Basalkörperchen festgestellt zu haben. Ich konnte mich nur von der Anwesenheit einer Cuticula überzeugen, wenn diese auch freilich oft besonders in der Nähe des Mantelrandes ein etwas zerfasertes Aussehen aufweist, das meines Erachtens durch die auswandernden, farblosen Secretgranula hervorgerufen wird, die wahrscheinlich schon vorgebildete, senkrechtstehende Poren der Cuticula noch erweitern.

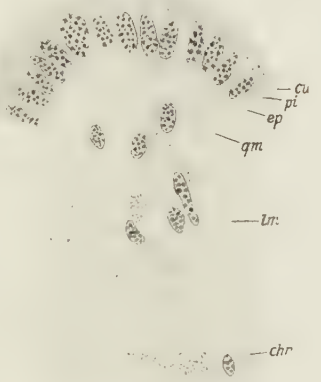

Abb. 6. Stück des Lungendachs. Etwa $1^1/_2$ Jahre alt. Zenker. Heidenhain-Säurefuchsin. Vergr. etwa 560fach. *chr* Chromatophoren; *cu* Cuticula; *ep* Epithelzellen; *lm* längsgeschnittene Muskelfasern; *pi* gelbe Pigmentkörner; *qm* quergeschnittene Muskelfasern.

Abb. 6 zeigt das Lungendachepithel einer jungen Schnecke. Die einzelnen Zellen sind hoch und schmal (*ep*). Die Höhe beträgt etwa 14 μ gegenüber 6 μ Breite. Der länglich-elliptische Kern mit zahlreichen Chromatinbröckchen ist basal gelegen. Das Plasma erscheint homogen feinkörnig. Die distalen Zellenden sind auf weite Strecken hin mit groben,

gelblich-braunen, eigenfarbigen Körnern (*pi*) erfüllt, die sich mit Thionin grün färben. Im Bindegewebe unter dem Epithel befinden sich stark verästelte, schwarz-braune Chromatophoren (*chr*), die meistens einen Stich ins Grünliche zeigen. Sie setzen sich aus zahllosen, dicht liegenden, kleinen Körnchen zusammen. Mit Thionin färben sie sich schwarzgrün. Die ersten derartigen Pigmentzellen können in den Wochen nach dem Ausschlüpfen der Schnecke beobachtet werden. Diese Chromatophoren entsprechen den schon vom Fuß beschriebenen, sind nur viel zahlreicher und größer als jene. — Das Epithel des Lungendaches weist oft ziemlich regelmäßige Einsenkungen auf. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß es sich hier um durch die Kontraktionen bei der Atmung hervorgerufene und durch die Fixierung festgehaltene Bildungen handelt.

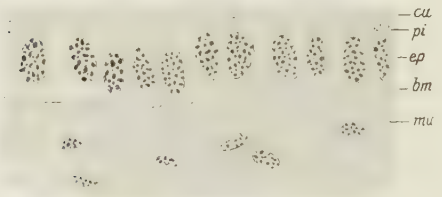

Abb. 7. Stück des Eingeweidesacks. Erwachsenes Tier. Sublimat. DELAFIELD-Eosin. Vergr. etwa 560fach. *bm* Basalmembran; *cu* Cuticula; *ep* Epithelzellen; *Mu* Muskulatur; *pi* Pigmentkörner.

Das Epithel des Eingeweidesackes, das Abb. 7 von einem fast erwachsenen Tiere wiedergibt, unterscheidet sich sofort demgegenüber durch seine gerade fortlaufende Linie. Die Zellen sind etwas höher und breiter als die vorhergehenden (*ep*). Die Maßverhältnisse betragen etwa 17 μ zu 8 μ. Die dementsprechend auch etwas breiteren, ovalen bis elliptischen Kerne liegen wieder in den basalen Zellenden. Das Plasma ist homogen feinkörnig. Im distalen Teil kommen hier auch Anhäufungen von gelblich-braunen Körnchen (*pi*) vor; nur sind sie auf kleinere Strecken verteilt und auch in der einzelnen Zelle schwächer als im Lungendach. Distal wird das Epithel von einer starken Cuticula (*cu*) bekleidet. Die Basalmembran (*bm*) ist viel ausgeprägter, als es sonst meist der Fall ist. Unter dem Epithel finden wir eine dichte Muskelschicht, die sowohl quer- wie längsverlaufende Fasern (*Mu*) aufweist.

Sehr ausgesprochene Secretionsstadien des Mantelepithels habe ich nur bei einigen Embryonen gefunden. Abb. 8 und 9, die von demselben Objekt stammen, zeigen, wie die Entwicklung vom normalen zum secernierenden Epithel vor sich geht. Es treten distal in den Zellen hyaline Vacuolen (*vac*) auf, die sich immer mehr vergrößern, während auch die Zellen dementsprechend in die Höhe wachsen (Abb. 8). Schließlich ist das distale Zellende von wenigen mächtigen Vacuolen erfüllt,

in denen meistens dunkle, acidophile Secretkugeln (*sk*) zu sehen sind, die dann nach außen abgestoßen werden (Abb. 9). Die Höhe dieses Epithels erreicht bis zu 30 μ gegenüber 15 μ bei den normalen Zellen.

Bei den übrigen Embryonen und den sonstigen jungen, noch schalenbauenden Tieren geht die Secretion in weniger auffälligen Formen vonstatten. Es sind farblose hyaline Bläschen im Plasma zu bemerken, die dann wahrscheinlich durch Poren der Cuticula abgeschieden werden (Abb. 4, 5, *LD*). Die oben beschriebenen, gelblichen Körner in den distalen Zellenden, die erst etwa im 9. Lebensmonat auftreten, wurden von den früheren Autoren auch als Secretgebilde angesehen. Es wird sich vermutlich hier um ähnliche Pigmentablagerungen im Epithel handeln, wie ich es vom Fuße beschrieben habe. Doch scheint bei den Körnern des Lungendaches aus ihrer gröberen Struktur und mehr bräunlichen Tönung hervorzugehen, daß dieses Pigment hier sekundär

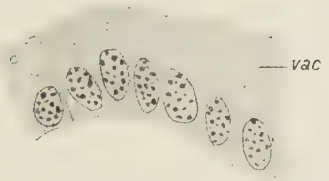

Abb. 8. Sezernierendes Lungendachepithel. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *vac* Vacuolen.

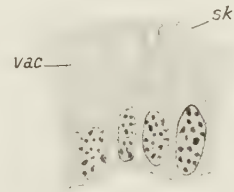

Abb. 9. Weiter fortgeschrittene Secretion. Dasselbe Objekt. Vergr. etwa 700fach. *sk* Secret des Lungendaches; *vac* Vacuolen.

eine secretorische Funktion übernommen hat und vielleicht in engster Verbindung mit dem organischen Kalkgemisch ausgeschieden wird. Nach VILLEPOIX, REICHERT und DISTASO (1908), die sich mit der Untersuchung des Mantelepithels bei der Gartenschnecke, *Cepaea hortensis*, befaßt haben, entspricht die Lagerung dieses Pigments im Mantel den dunklen Schalenbändern. NEUMANN (1928) berichtet dasselbe von *Paludina vivipara*. Auch für *Helix pomatia* ist anzunehmen, daß die Braunfärbung der Schale, die bei ausschlüpfenden Individuen noch rein weiß ist, allmählich durch die Auflagerung der mit dem Pigment gemischten Secretschichten eintritt.

DISTASO (1908) gibt an, bei *Cepaea* festgestellt zu haben, daß die Pigmentkörner durch Ausläufer der subepithelialen Chromatophoren in die Epithelzellen einwandern. Für *Helix pomatia* wenigstens scheint mir ein Zusammenhang zwischen den Chromatophoren des Bindegewebes und den Pigmentkörnern des Epithels ausgeschlossen. Es kann wohl vorkommen, daß ein Arm der viel verästelten Chromatophoren zufällig zu einer Epithelzelle hinreicht; aber die ganz andere,

mehr gelbliche Färbung der Pigmentkörnchen im Epithel spricht schon gegen eine Herkunft von den schwärzlichen Chromatophoren, vielmehr noch die Tatsache, daß diese Körnchen auch in dem Eingeweidesackepithel vorkommen, unter dem es im Bindegewebe keine verzweigten Pigmentzellen gibt. Die Pigmentstoffe der Epithelzellen scheinen statt dessen, wie schon Neumann ganz richtig vermutet hat, ebenso wie die ähnlichen Anhäufungen im Fußepithel als excretorische Ablagerungen des Blutes aufzufassen zu sein, die hier die Nebenfunktion der Schalenfärbung übernommen haben. Bei dem Abschnitt über »Pigmentdrüsen« wird auf die ganze Frage insgesamt zurückzukommen sein.

II. Histologie der Hautdrüsen.

Während von *Paludina vivipara* und andern Prosobranchiern epitheliale und subepitheliale Hautdrüsen beschrieben werden, kommen bei den Pulmonaten, also auch bei der Weinbergschnecke, nur noch subepitheliale Hautdrüsen, die immer einzellig sind, vor. Nur Techow (1910) behauptet, die Entwicklung von epithelialen Schleimzellen beobachtet zu haben. Es muß sich hier um einen Irrtum gehandelt haben. Entweder lagen in diesem Fall ganz besonders kleine, aber reife Schleimdrüsen vor, die nur wenig in das Bindegewebe herabragten, oder die angeblichen Schleimzellen des Epithels waren angeschnittene Ausführgänge großer Drüsen.

Eine Einteilung der Hautdrüsen bereitet außerordentliche Schwierigkeiten wegen der verschiedenen Modifikationsmöglichkeiten ein und desselben Typus. Fast jeder Autor, der sich mit diesen Fragen beschäftigte, hat daher eine andere Charakterisierung der Drüsenarten gegeben. Im nachstehenden möchte ich mich der Einteilung Zills (1924) anschließen, die mir die meiste Berechtigung zu haben scheint. Wenn man von den ganz aus dem Rahmen fallenden »Pigmentdrüsen« absieht, kann man die Hautdrüsen der Mollusken unter zwei Hauptgruppen anordnen, die sich basophil färbenden, also mucinhaltigen Drüsen, zu denen in unserem Falle Manteldrüsen und Sohlendrüsen gehören, und die sich acidophil färbenden, also vorwiegend Eiweiß als Grundsubstanz enthaltenden Drüsen, zu denen Eiweißdrüsen und Kalkdrüsen bei *Helix pomatia* zu rechnen wären. - Bei einem vergleichend-morphologischen Überblick über das ganze Tierreich wird man feststellen können, daß diese grundlegende Scheidung überall vorhanden ist. Es wäre nur an die mucösen und serösen Elemente in den vielzelligen Speicheldrüsen der Vertebraten zu erinnern.

Die Differenzen in den Auffassungen über die Einteilung der Schneckendrüsen sind wohl daraus zu erklären, daß häufig Secretionsstadien ein und derselben Drüsenarten als ganz verschiedene Typen gedeutet wurden, und daß fernerhin früher übersehen wurde, welche abweichende Struktur oft dasselbe reife Secret aufweisen kann. Wir werden im folgenden erfahren, wie der zur Secretion fertige Inhalt bestimmter Drüsenarten unter ganz differierenden Formen auftreten kann, ohne daß man einen neuen Typ oder eine besondere Entwicklungsstufe zu konstatieren braucht. Eine grundsätzliche Klärung der Frage, zu welcher Art eine bestimmte Drüse gehört, ist nur möglich, wenn man die Drüsenentstehung in Betracht zieht, was in der vorliegenden Arbeit zum ersten Male der Fall war.

Zill, dessen bahnbrechende Einteilung sich ja, wie schon gesagt, als einzig mögliche erwies, hatte versucht, die Bildung des Secrets am erwachsenen Individuum zu verfolgen, indem er die Verhältnisse des Winterschlafes und ihren Übergang zu den gewöhnlichen untersuchte. Wenn auch tatsächlich die Hautdrüsen in der Winterruhe ihre Tätigkeit stark vermindert haben, so vermochten doch derartige Vergleiche nach meinen eigenen Beobachtungen keinen sicheren Anhalt zu geben, zumal wenn man bedenkt, daß die ausgewachsenen Drüsen ihr Secret häufig auf eine ganz andere abgekürzte Weise erneuern, als es bei dessen ursprünglicher Bildung der Fall war. Es sei hier nur auf die entsprechenden Feststellungen in den neueren Untersuchungen von Krijgsman (1925–1928) über den Secretionscyclus der Verdauungsdrüsen von *Helix pomatia* hingewiesen, daß dieselben Drüsenzellen unter Umständen ihr Secret auf verschiedene Weisen aufbauen können. — Eine wenigstens annähernde Klarheit über die Einteilung der Secretionstypen war also nur auf dem ontogenetischen Wege zu erhalten, dessen Resultate dem III. Abschnitt dieser Arbeit vorbehalten bleiben, ebenso wie die Beantwortung der grundsätzlichen Frage, ob die Hautdrüsen der Schnecken ihren Ursprung aus dem Epithel oder dem Bindegewebe nehmen.

Wie aus dem obigen hervorgeht, gehören diese Hautdrüsen zum merokrinen Typus, d. h. sie bleiben auch nach der ersten Secretion erhalten und können immer wieder neues Secret herstellen. Doch wird wohl ein ständiger, wenn auch verhältnismäßig seltener Ersatz für besonders abgenutzte Zellen stattfinden, da man auch bei ausgewachsenen Tieren einige verstreute jüngere Entwicklungsstadien der Drüsen finden kann, und auf der andern Seite im ausgeschiedenen Secret beobachtete Zellreste und Kerne auf eine Abstoßung zu alter Drüsenzellen schließen lassen.

A. Schleimdrüsen.

Die Schleimdrüsen sind die Hautdrüsen der Schnecken, die schon am frühesten aufgefallen sind, und werden von fast allen Beobachtern erwähnt. Sie färben sich charakteristisch basophil; ihren Mucingehalt erweisen sie durch Tinktion mit specifischen, metachromatischen Schleimfärbungen, wie Thionin, Methylenblau, Safranin, Gentianaviolett u. a. — Bei der Vielfältigkeit in der Form der schleimabsondernden Hautdrüsen der Gastropoden ist es natürlich, daß wir mannigfachen Versuchen begegnen, sie in bestimmte Gruppen einzuteilen.

So unterscheidet Leydig (1876) vier Arten von Schleimdrüsen, je nach der Struktur ihres Inhaltes. — Auch List (1887) zählt für *Thetys fimbriata* eine Anzahl verschiedener Schleimdrüsenformen auf. — Hammarsten (1885) stellte auf chemischem Wege fest, daß der vom Mantelwulst secernierte Schleim anderer Natur als der des Fußes sei. Bei »Fußmucin« handele es sich um ein typisches Mucin, während das »Mantelmucin« ein elementär fast ebenso zusammengesetztes »Mucinogen« vorstelle. — Bei einer ganzen Reihe, vor allem neuerer Autoren, wie Hoyer (1890), Plate (1898), Herfs (1922) und Zill (1924), finden wir dementsprechend auch für verschiedene Schneckenarten zwei in Gestalt und Färbung differierende Schleimdrüsentypen beschrieben, deren einer vorzugsweise im Mantelwulst vertreten ist, während der andere in der Fußsohle vorherrscht. — Zill spricht daher mit Recht von »Manteldrüsen« und »Sohlendrüsen«, welche Bezeichnungen ich trotz Wächtlers (1929) Kritik aufrecht erhalten möchte. Beiden Drüsenformen ist die metachromatische Färbung mit den oben erwähnten, typischen Mucinfarbstoffen gemeinsam; nur der Farbton ist meist abweichend. Wie schon Herfs und Zill es angeben, fand ich auch ein gutes Unterscheidungsmerkmal für Gesamtüberblicke in der Doppelfärbung Hämatoxylin (Delafield) — Bismarckbraun, da nur die Manteldrüsen das Bismarckbraun aufnehmen, die Sohlendrüsen dagegen weiter vom Hämatoxylin blau tingiert bleiben. Prenant (1924) berichtet in seiner ohne Kenntnis der letzten oben genannten Autoren abgefaßten Arbeit über den Mantelwulst von *Helix pomatia* von verstreuten »kleinen Schleimdrüsen«, die vielleicht mit den Sohlendrüsen identisch sind, da diese ja auch vereinzelt am Mantelwulst vorkommen können. Er spricht ferner von zwei Arten »großer Schleimdrüsen«, solcher mit spindelförmigen Körperchen und solcher mit »wenig färbbarem Inhalt«. Es ist in diesem Fall ebenso schwierig wie bei den früher erwähnten Mitteilungen Leydigs oder auch Lists festzustellen, ob die Autoren mit ihren nur unscharf geschilderten Schleimdrüsentypen verschiedene

Secretionsstadien derselben Drüse oder auch ganz verschiedene Drüsen irrtümlich als besondere Schleimdrüsenarten eingereiht haben.

Für uns steht, wenigstens bei der Weinbergschnecke, fest, daß die Schleimdrüsen in Manteldrüsen mit Mucinogen als Secret und Sohlendrüsen mit einem typischen Mucin zerfallen. — Daß es sich bei den letzteren tatsächlich um die charakteristische Mucinform handeln muß, dafür spricht die Beobachtung, daß die im sonstigen Tierreich verbreiteten Schleimdrüsen meistens einen Typus aufweisen, der mehr den Sohlendrüsen der Gastropoden als ihren Manteldrüsen zu entsprechen scheint.

1. Manteldrüsen.

Die Manteldrüsen sind von Herfs (1922) irrtümlich als »Kalkschleimdrüsen« bezeichnet worden. Wie schon Zill (1924) mit Recht betont, enthalten sie nur reinen Schleim und keine Spur Kalk.

Eine erhebliche Rolle spielten früher in der Diskussion über die Manteldrüsen die »wetzsteinförmigen oder spindelartigen Körperchen«, die in dem Schleim beobachtet wurden. Semper (1856) glaubte erst, daß es sich um Parasiten handele; später nahm er an, daß diese Gebilde die Kerne in den angeblich vielzelligen Schleimdrüsen darstellten. Leydig (1876) verglich diese »Spitzweckchen« mit den stabförmigen Körpern in den Hautdrüsen der Anneliden, andere Autoren wieder mit den Rhabditen bei den Turbellarien. In neuerer Zeit hat sich die Ansicht durchgesetzt, daß man den spindelförmigen Körperchen keine große Bedeutung zuzusprechen braucht, sondern daß es sich um einfache, sehr leicht veränderliche Modifikationsformen des Schleimes handelt. Ich vermochte, ebenso wie Zill, diese wetzsteinförmigen Gebilde in ihrer typischen Gestalt nur an frischen Schleimaufstrichen, und zwar in großer Anzahl, zu beobachten. Die Länge dieser glashellen Körperchen betrug etwa 10 μ. Nach ganz kurzer Zeit konnte man sie unter dem Mikroskop zu Schleim zerfließen sehen. In den fixierten Drüsen waren sie nur selten wiederzufinden, da wahrscheinlich Konservierung und Färbung stark einwirkten. In Abb. 11, *sp* sind einige derartige helle Gebilde verhältnismäßig günstig erhalten.

Im übrigen zeigen die reifen Schleimdrüsen eine vorwiegend fädige Struktur, die im einzelnen stark variieren kann. Wenn Zill aus derartigen Modifikationen einen bestimmten Entwicklungsgang des Secrets herausliest, so muß man diesem Versuche skeptisch gegenüberstehen, da ich in den sicher ineinander übergehenden, oft aber in gleichaltrigen Objekten vorkommenden Bildern keine bestimmte Entwicklungsrichtung feststellen konnte. Die ontogenetische Entwicklung der Mantel-

drüsen wird später zu behandeln sein. — Abb. 10 und 11 zeigen zwei secretreife Typen, die ein solches differierendes Aussehen aufweisen, das vielleicht auch durch die verschiedene Tinktion mitbestimmt ist. In Abb. 10 sehen wir ein verhältnismäßig zart gefärbtes Secret, das eine feinfädige Struktur zeigt. Die Drüse enthält ferner eine mehr oder weniger große Anzahl stark lichtbrechender Körnchen (*ligr*), die wahr-

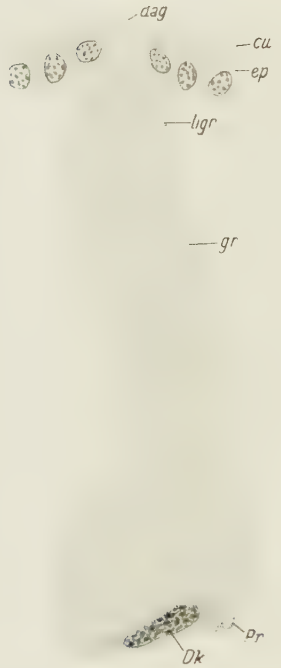

Abb. 10. Reife Manteldrüse. Vordere Mantelwulstwand. 3 Monate alt. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. *cu* Cuticula; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *ep* Epithelzellen; *gr* Schleimgranula; *ligr* lichtbrechende Granula; *Pr* Protoplasmarest.

Abb. 11. Reife Manteldrüse. Hintere Mantelwulstwand. 3 Monate alt. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 350fach. *pfr* Schleimpfropfen; *sp* spindelförmige Körperchen. Sonstige Erklärungen wie Abb. 10.

scheinlich durch Wachstum aus zahllosen kleinsten, verstreuten Granula (*gr*) entstanden sind. Abb. 11 gewährt demgegenüber ein viel dunkleres Aussehen; einzelne Secretfäden treten auch bedeutend schärfer hervor. Die Granula (*gr*), die auch hier vorhanden sind, werden dagegen stark verdeckt. Schließlich beobachtet man noch die hellen Stellen (*sp*) im Schleim, die den oben beschriebenen Spitzweckchen zu entsprechen scheinen. Stark secernierende Manteldrüsen sind häufig

von Secretwolken dermaßen erfüllt, daß keine genaue Struktur mehr zu unterscheiden ist. Meistens ragt aus der Drüsenöffnung ein Schleimpfropf heraus (Abb. 11, *pfr*).

Die äußere Form der Manteldrüsen ist bauchig, flaschenförmig. Der Ausführgang (*dag*) setzt sich, im Gegensatz zu den andern Hautdrüsen, nur schwach ab. Am basalen Ende befindet sich der abgeplattete, durch starken Chromatingehalt dunkeltingierte Kern (*Dk*), umgeben von einem Rest körnigen Protoplasmas (*Pr*). Die Größe der secretreifen Drüsen kann außerordentlich variieren. Neben kleinen Beutelchen von vielleicht nur 50 μ Länge finden sich bei derselben Schnecke zahlreiche Drüsen, die bis zu 800 μ in das Bindegewebe reichen. — Die Manteldrüsen kommen an allen drüsentragenden Hautstellen außer der Fußsohle vor. Am obersten Fußrücken erlangen sie eine nur geringe Größe; am Fußrand, nahe der Sohle sind sie schon bedeutend stärker ausgebildet. An der vorderen Wand des Mantelwulstes, wo die Manteldrüsen bei jungen Tieren noch eine erhebliche Rolle spielen, bleiben sie allmählich hinter der außerordentlich starken Ausbreitung der Kalkdrüsen zurück. Dagegen zeigen sich die Manteldrüsen an der hinteren Mantelwulstwand am stärksten und dichtesten angelegt. — Sowohl der ausgeschiedene, auf den Schnitten über dem Epithel liegende, als auch der in den Drüsen befindliche Mantelschleim färbt sich mit Thionin bräunlich-violett. Mit Safranin tingiert er sich orangegelb, mit Methylenblau dunkelblau, mit Hämalaun und Hämatoxylin (Delafield) hellblau, mit Bismarckbraun gelbbraun.

Nach Zill und Herfs liegt die Bedeutung der Manteldrüsen darin, daß sie die Körperoberfläche durch ihren Schleim gegen die Verdunstung schützen. Künkel (1916) hat nachgewiesen, daß die Schleimdrüsen durch ihre Ausführgänge Wasser aufnehmen, welches den ausgetrockneten Schleim wieder aufquellen läßt. Die Manteldrüsen des Mantelwulstes sollen nach Flössner (1914, 1915. 1916) und Prenant (1924) zusammen mit den dort liegenden Kalkdrüsen den Winterdeckel und auch die häutigen Sommerdeckel aufbauen. Schließlich scheinen die Manteldrüsen noch eine Abwehrfunktion zu haben, da bei Reizung des Mantelwulstes große Mengen Secret, unter denen sich auch Schleim befindet, abgeschieden werden.

2. Sohlendrüsen.

Die Sohlendrüsen sind von Herfs als »echte Schleimdrüsen« in Gegensatz zu den »Kalkschleimdrüsen« gesetzt worden. Tatsächlich handelt es sich bei den Sohlendrüsen, wie schon oben ausgeführt, nur um eine

von den Mantelschleimdrüsen etwas abweichende Art mucinabsondernder Hautdrüsen. — Gerade von den Sohlendrüsen ist früher öfters behauptet worden, daß sie mehrzellig seien. Hierher sind anscheinend die Angaben Hoyers (1890) und Techows (1910) zu rechnen, daß es Schleimdrüsen mit mehreren Kernen oder mit mehreren Ausführgängen gebe. Man muß die Möglichkeit zugestehen, daß man zu Vermutungen von der Mehrzelligkeit der Sohlendrüsen gelangen kann, wenn man die außerordentlich enge Aneinanderlagerung dieser Elemente gerade an der Fußsohle beobachtet, wo man häufig den Eindruck hat, als ob nur ein Ausführgang für mehrere Zellen, oder auch umgekehrt, mehrere Ausführgänge für nur eine Zelle vorhanden seien. Herfs bezeichnet derartig fast verschmolzene Drüsengruppen ganz angemessen als

Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 12. Reife Sohlendrüse, wabige Struktur. 11 Wochen alt. Fußsohle. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. *Wi* Wimpersaum. Sonstige Erklärungen wie Abb. 10.

Abb. 13. Reife Sohlendrüse, wabige Struktur. Mantelwulst. 1 Monat alt. Sublimat. Thionin. Vergr. etwa 560fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 10.

»Paketdrüsen«. Ich konnte durch genaue Untersuchung sowohl der ausgewachsenen Sohlendrüsen, wie vor allem ihrer ontogenetischen Entwicklungsstadien, sicher feststellen, daß es sich bei den Sohlendrüsen nur um einzellige Elemente handelt.

Die äußere Form der Sohlendrüsen ist sehr charakteristisch und unterscheidet sie deutlich von den Manteldrüsen (Abb. 12, 13, 14, 15). Die basalen Enden der Sohlendrüsen sind mehr oder weniger kolbig verdickt und enthalten central den ovalen, chromatinreichen Kern (*Dk*), der von restlichen Protoplasmasträngen (*Pr*) umgeben ist. Der Aus-

führgang setzt sich äußerst scharf vom Drüsenbauch ab und verläuft mit leichten Windungen lang und schmal zum Epithel, wo er oft nach einer nochmaligen ampullenartigen Erweiterung mit einer winzigen Mündung nach außen sich öffnet (*dag*). Die Durchschnittslänge der ausgewachsenen Sohlendrüsen der Fußsohle mag etwa 300 μ betragen; doch konnten auch erheblich längere Exemplare beobachtet werden. — Das reife Secret färbt sich mit Thionin dunkel-violett, mit Safranin rötlich-orange, mit Methylenblau dunkelblau, ebenso mit Hämatoxylin (Delafield) dunkelblau, mit Hämalaun dunkel-violett; mit Bismarck braun tingieren sich die Sohlendrüsen im Gegensatz zu den Manteldrüsen überhaupt nicht. — Sehr schwierig ist es, sich aus den Beschreibungen der früheren Beobachter wie auch aus den Objekten selbst ein klares Bild der Secretstruktur zu verschaffen. Das Richtige hat meines Erachtens Brock (1886) getroffen, der bei Besprechung der einzelnen Drüsenelemente der Fußdrüse, die unsern Sohlendrüsen ähneln, konstatiert, daß sowohl Drüsenzellen mit wabigem Secret, als auch solche mit Secretkörnern vorkommen. Ich glaube auch, nach meinen

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 14. Reife Sohlendrüse, körnige Struktur; aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Fußsohle. Erwachsenes Tier. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 350fach. *Skö* Schleimkörner. Sonstiges wie Abb. 12.

Abb. 15. Reife Sohlendrüse, körnige Struktur. Fußrücken. 8 Monate alt. Zenker. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 560fach. *cu* Cuticula; *Nu* Nucleolus; *Skö* Schleimkörner. Sonstige Bezeichnungen wie Abb. 12.

Befunden an den Sohlendrüsen schließen zu können, daß der Streit, ob ihr Inhalt schaumiger oder körniger Natur ist, sich als überflüssig erweist, da die beiden Formen nebeneinander vorkommen und noch nicht ein-

mal, wie man etwa aus der Zillschen Arbeit entnehmen könnte, unbedingt notwendige Entwicklungsstadien vorstellen. Die netzförmige Struktur tritt freilich als erste secretionsreife bei den jungen Tieren auf (Abb. 12 und 13). Ihre ontogenetische Entstehung wird später zu behandeln sein. Wir sehen also in diesem fertigen Stadium die ganze Drüse von fertigen Waben erfüllt, die durch dunkle Stränge, in deren Knotenpunkten meistens Verdickungen entstehen, geschieden werden.

Es kann sich nun dieses Secret umwandeln, indem die Verdickungen der Knotenpunkte zu starken Granula anwachsen und anscheinend auch in den Maschen selber solche Körner erscheinen (Abb. 14, *Skö*). Während eine derartige Umwandlung, wenn sie überhaupt stattfindet, meistens in den Sohlendrüsen der Fußsohle vor sich geht, entstehen diese Körner in den viel später auftretenden Sohlendrüsen des Fußrückens vorwiegend auf einem direkten, abgekürzten Wege, der später noch zu behandeln sein wird (Abb. 15, *Skö*). Doch können diese sozusagen primär körnigen Elemente noch ihrerseits durch Verquellung der Granula in ein Wabenwerk übergehen. Ich habe auch die Möglichkeit erwogen, daß diese Strukturverschiedenheiten durch Konservierung oder Tinktion hervorgerufen sein könnten. Jedoch zeigten sie sich bei Anwendung verschiedener Fixierungsflüssigkeiten, so daß dieser Punkt schon in Wegfall kam. Dagegen ist es Tatsache, daß Färbung mit Hämalaun die Körnerstruktur stärker hervorhebt als z. B. Thionin. Doch handelt es sich hier nur um Differenzen in der Betonung; die betreffenden zwei Grundformen kommen bei allen Färbungen zum Ausdruck. — Wie ja schon der Name besagt, treten die Sohlendrüsen vorzugsweise und in großen Massen in der Fußsohle auf, wo sie die charakteristischen Elemente sind, da andere Hautdrüsen an dieser Stelle fast völlig fehlen (Abb. 2). Das geschlossene Auftreten der Sohlendrüsen setzt sich am Fußrand bis direkt über die schon beschriebenen Seitenrinnen fort. Ferner tritt eine zusammenhängende Gruppe dieser Drüsen in der vorderen Wand des Mantelwulstes vor der Mantelrinne auf. Dieses schon von Zill beschriebene Sohlendrüsenband umfaßt auch halbkreisförmig den ganzen Mantelrand. Im übrigen treffen wir Sohlendrüsen am Fußrücken, wie am Mantelwulst verstreut an; etwas dichter liegen sie in der Nähe des Atemloches.

Der Schleim der Sohlendrüsen soll nach Herfs und Zill dazu bestimmt sein, Reibungen zwischen der Hautoberfläche und irgendeinem harten Körper herabzusetzen. So dient das Secret der Fußsohle dazu, diese beim Kriechen einzuschmieren, indem es in breitem Bande ab-

gesondert wird. Die Sohlendrüsen neben der Mantelrinne müssen die dort erhebliche Reibung zwischen Mantelrand und Schalenrand vermindern helfen.

B. Eiweißhaltige Drüsen.

Die eiweißhaltigen Drüsen zeichnen sich, wie schon der Name besagt, dadurch aus, daß sie im Gegensatz zum Mucin der Schleimdrüsen eine eiweißartige, organische Substanz als Grundlage ihres Secretes hervorbringen. Bei den reinen Eiweißdrüsen liegt ein specifisches derartiges Secret vor, während bei den Kalkdrüsen die Ablagerung des anorganischen Kalks in einem eiweißhaltigen, organischen Substrat stattfindet. Schon die älteren Beobachter scheinen geahnt zu haben, daß zwischen den beiden Drüsenarten irgendein Zusammenhang besteht. Daher wird häufig nur der eine Typ geschildert und der andere stillschweigend einbegriffen. — Gray (1838) beschreibt »Farbdrüsen« des Mantelwulstes, die von Semper (1856) dann nach diesem Entdecker benannt werden. Ihr Inhalt soll nach Semper aus einer feinkörnigen, gelben, roten oder braunen Masse bestehen. Kalkdrüsen erwähnt er nicht. — Dagegen werden diese wieder als einzige Hautdrüsen überhaupt von Meckel (1846) angegeben; sie sollen nach ihm Kalk und Schleim abscheiden. Boll (1869) führt Gray-Sempersche Farbdrüsen mit dunklem Pigmentinhalt und ähnliche Drüsen mit körnerreichem Protoplasma ohne Pigment an, welche letztere er irrtümlich für Altersstadien der Schleimdrüsen hält. Flemming (1870) findet Farbdrüsen, die bei *Helix pomatia* goldgelben Farbstoff bergen. Diese Beschreibung läßt vermuten, daß wenigstens in diesem Fall, und vielleicht auch bei einigen anderen der zitierten »Farbdrüsen«, gar keine »Eiweißdrüsen«, sondern die später zu behandelnden »Pigmentdrüsen« vorliegen. Leydig (1876) berichtet über Farbdrüsen und Kalkdrüsen, die keinen grundlegenden Unterschied zeigen sollen. Beide Typen können nach ihm mehrzellig sein und stehen mit den Maschen des Bindegewebes in Verbindung. Beck (1912), Matthes (1914–1915) und Wille (1914—1915) unterscheiden Eiweißdrüsen und Kalkdrüsen. Burkhardt (1916) beschreibt nur Kalkdrüsen. Von Herfs (1922) werden acidophile, homogene Farbdrüsen geschildert, während er die Kalkdrüsen anscheinend mit den Manteldrüsen zusammen als Kalkschleimdrüsen bezeichnet. Prenant (1924) kennt nur die Kalkdrüsen und keine Eiweißdrüsen. — Zill (1924) scheidet als erster scharf die beiden Drüsenarten, indem er sie ganz getrennt voneinander beschreibt. Doch kann man, abgesehen von der Anwendung specifischer Kalkreagentien, aus den Zeichnungen wie dem Text dieses sonst so maßgebenden Beobachters kein klares Bild,

weder von den Verhältnissen der Eiweißdrüsen noch von denen der Kalkdrüsen, gewinnen, zumal da er die Möglichkeit einer Beziehung dieser Drüsentypen zueinander völlig ignoriert.

Es galt daher, auf dem ontogenetischen Wege, der uns ja schon öfters in derartigen Fragen zum Ziel geführt hat, die Zusammenhänge der Eiweiß- und Kalkdrüsen bzw. ihre Einzelnatur herauszuarbeiten. Wenn auch die Entwicklungszustände in einem besonderen Teile abgehandelt werden, so ist es hier am Platze, wenigstens die wesentlichen Ergebnisse mitzuteilen. — Die Eiweißdrüsen stellen den Grundtypus vor, aus dessen schon secretreifen Stadien unter bestimmten Bedingungen, wahrscheinlich durch Kalkzufuhr der Leibesflüssigkeit, Kalkdrüsen entstehen können. So bedeuten die Eiweißdrüsen einen selbständigen Typus und vermögen gleichzeitig einen andern aus sich hervorgehen zu lassen.

1. Eiweißdrüsen.

Die Modifikationsmöglichkeiten des Inhaltes der Eiweißdrüsen sind besonders vielfältig. Das zur Ausscheidung reife Secret kann die verschiedensten Strukturen zeigen, die ineinander übergehen können, ohne daß wir eine bestimmte Entwicklungslinie festzustellen vermögen, wie es Zill auch hier versucht hat. Die Vielfältigkeit wird noch dadurch erhöht, daß wir, wie später noch berichtet wird, zwei getrennte, ontogenetische Wege der Secretentstehung verfolgen können, die dann aber ihrerseits wieder in demselben Maße an der Ausbildung der einzelnen Eiweißformen beteiligt sind, so daß wir nicht mehr unterscheiden können, aus welcher der beiden Entwicklungsmodi ein bestimmtes, reifes Strukturbild hervorgegangen ist. Es käme noch in Betracht, anzunehmen, daß die Modifikationen des Eiweißes unter dem Einfluß der Konservierung oder der Tinktion entstanden seien. Wenn auch sicherlich die natürliche Struktur des Secrets durch die angewandten Reagentien mehr oder weniger verändert wird, so zeigt doch das Auftreten immer derselben Bildungen, auch bei den verschiedensten Behandlungsmethoden, daß diesen Erscheinungsformen eine tatsächlich vorhandene Differenzierung zugrunde liegen muß. - Ich werde mich in nachstehendem bemühen, die hauptsächlichsten Typen, unter denen sich das Eiweiß in den konservierten, secretreifen Drüsen, bzw. abgeschieden außerhalb derselben, befindet, zu charakterisieren, immer unter der Voraussetzung, daß damit die Modifikationsmöglichkeiten, die wir auf den Präparaten zu Gesicht bekommen können, durchaus nicht alle erschöpft sind.

Die gerade bei älteren Tieren vorwiegende Secretstruktur bietet sich uns in den Abb. 16 und 17 dar. Das Eiweiß stellt hier ein einziges »homogenes« Band (*Ei*) vor, von dem nur einige kleinere Kugeln abgetrennt sind. Besonders charakteristisch ist die erhebliche Schrumpfung des Secrets, durch die große, leere Räume in der Drüse erscheinen. Man kann sagen, daß, je älter die Drüse zu sein scheint, desto stärkere Schrumpfungen, Einschnürungen und Faltenbildungen an dem Eiweißklumpen auftreten. Zill hat ganz richtig darauf hingewiesen, daß

Abb. 16.

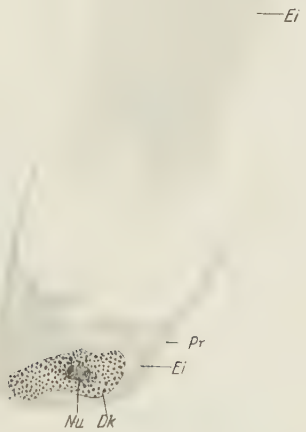

Abb. 17.

Abb. 16. Reife Eiweißdrüse, »homogene« Struktur. Fußrand. $1^1/_2$ Jahre alt. Sublimat. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 450fach. *cu* Cuticula; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *Ei* »homogenes« Eiweiß; *ep* Epithelzellen; *Pr* Protoplasmarest.

Abb. 17. Reife Eiweißdrüse, angeschnitten, »homogene« Struktur. Hintere Mantelwulstwand. Erwachsen. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 280fach. *Nu* Nucleolus. Sonstige Bezeichnungen wie Abb. 16.

Abb. 18. Reife Eiweißdrüse, aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Übergang von »homogener« Struktur zu körniger. Vordere Mantelwulstwand. 1 Monat alt. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 350fach. *Eikö* Eiweißkörner. Sonstige Bezeichnungen wie Abb. 16.

man bei schärfster Beobachtung erkennen kann, wie die scheinbar »homogene« Beschaffenheit in Wirklichkeit einer außerordentlich feinkörnigen Masse entspricht. Es scheint mir, als ob wir in dieser »homogenen« Substanz eine vielleicht durch die Konservierung verursachte Verbackung des sehr dichten, feinkörneligen Secrets zu erblicken haben. Häufig kann man nun auch Bilder finden, bei denen sich die homogenen Inhaltsbestandteile in deutliche Körner auflösen (Abb. 18 *Eikö*). Der Vorgang kann auch umgekehrt verlaufen, indem sich deutlich sichtbare Körnelung durch Verschmelzen zu einem »homogenen«, feinkörnigen Secret verwandelt. Auf alle Fälle scheinen diesen beiden Modifikationen tatsächliche Veränderungen in der Größe und Masse der Körnchen zugrunde zu liegen. Auch die Kalkdrüsen entstehen, wie wir später noch hören werden, gerade aus solchen Differenzierungen der körneligen Struktur heraus.

Einen weiteren Typ von Eiweißformung stellt die Abb. 19 vor. Das Secret besteht aus einer Menge großer oder kleiner Kugeln (*Eikg*). ZILL behauptet, daß es sich hier um eine spezifische Winterstruk-

tur handele. Davon kann nach meinen Untersuchungen keine Rede sein. Ich fand diese Bilder zu allen Jahreszeiten; bei jüngeren Tieren waren sie stärker vertreten als bei ausgewachsenen. Daß diese Kügelchenstruktur aus der »homogenen« hervorgehen kann, ist wohl leicht erklärlich, wenn man die von der großen Secretmasse abgesonderten Kügelchen in den Abb. 17 und 18 betrachtet. Außerdem und vielleicht

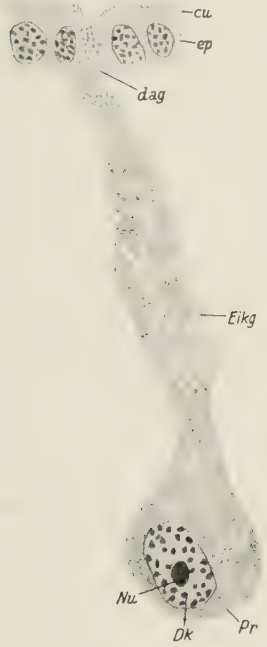

Abb. 19.

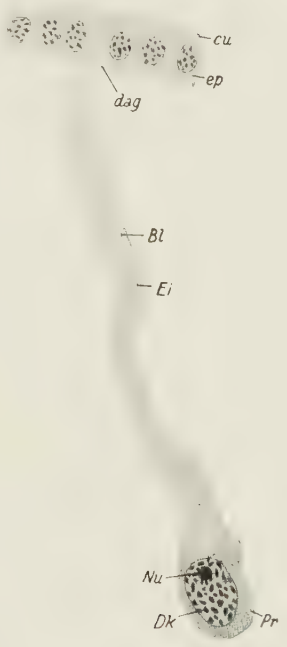

Abb. 20.

Abb. 19. Reife Eiweißdrüse. Kügelchenstruktur. Vordere Mantelwulstwand. 11 Wochen alt. Sublimat. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *Eikg* Eiweißkugeln; *Nu* Nucleolus. Sonstige Bezeichnungen wie Abb. 16.

Abb. 20. Reife Eiweißdrüse. Beginn der Blasenbildung in der »homogenen« Struktur. Rekonstruiert aus mehreren Schnitten. Vordere Mantelwulstwand. 11 Wochen alt. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. *Bl* Bläschen im Eiweißsecret; *Nu* Nucleolus. Sonstige Bezeichnungen wie Abb. 16.

hauptsächlich wird diese Form direkt aus einem der beiden ontogenetischen Entwicklungsgänge entstehen. Auf der andern Seite können sich die Kügelchen auch wieder ihrerseits in Körnchen auflösen.

Ein anderer Typ der Eiweißdrüsen bildet sich direkt aus dem »homogenen« Stadium, indem einzelne glashelle Vacuolen im Inhalt der Drüsen auftreten (Abb. 20, *Bl*). Derartige äußerst scharf umrandete Bläschen füllen bald fast die ganze »homogene« Masse aus, die nur an

Abb. 21. Reife Eiweißdrüse. Blasenstruktur. Aus vielen Schnitten rekonstruiert. Mantelwulst. Atemlochregion. 11 Wochen alt. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 350fach. *Bl* Bläschen im Eiweißsecret; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *Ei* »homogenes« Eiweißsecret; *Eikg* Eiweißkugeln; *ep* Epithelzellen; *Nu* Nucleolus; *Pr* Protoplasmarest; *Wi* Wimpersaum.

den Rändern erhalten bleibt; wir können zwischen Drüsen, bei denen der gesamte Inhalt stark geschrumpft ist (Abb. 21), und solchen, bei denen er bis an die Zellwände reicht (Abb. 22), unterscheiden. Zill glaubt, hier ein junges Secretbildungsstadium vor sich zu haben. Eine derartige Auffassung muß sich als irrtümlich erweisen, da sich im ausgeschiedenen, vor dem Epithel liegenden Secret diese Bläschen wiederfinden lassen. Vor allem aber ist dieser Drüsentypus speziell an einer Stelle des Körpers, nämlich an der hinteren Wand des Mantelwulstes, in großer Anzahl vertreten. Diese lokale Anhäufung dürfte wohl die Ansicht widerlegen, daß es sich um ein Entwicklungsstadium zu den überall verstreuten Eiweißdrüsen handele. Was dieser vacuolisierte Typ nun tatsächlich bedeuten soll, ist mir völlig unklar. Auf alle Fälle stellt er eine besondere Differenzierung der »homogenen« Eiweißform vor, die ja die schon erwähnten, in den Abbildungen nicht wiedergegebenen Faltungen und Zerklüftungen aufweisen kann.

Die letzte hier zu besprechende Eiweißdrüsenstruktur, die noch nirgends beschrieben worden ist, erscheint völlig rätselhaft (Abb. 23). Wenn wir von der obigen Kügelchenform ausgehen, können wir oft beobachten, daß sich in den einzelnen Kügelchen ein oder mehrere kleine, helle, einfach lichtbrechende Punkte zeigen (*wEin*). In größeren Kugeln, in denen eine Menge solcher Gebilde liegt, verwandeln sich diese größtenteils in grobe, doppel-

brechende Körner von dunkelbrauner Farbtönung (*brEin*), die schließlich bis auf eine schwache Peripherie die ganze Kugel einnehmen. Diese Bildungen sind nicht an die Kugelform des Eiweißes gebunden, sondern können ebenso, wenn auch seltener, in länglichen Eiweißstücken auftreten (Abb. 24). Derartige bei Dunkelfeldbeleuchtung hellglänzende »Einschlüsse« kamen nur bei einem Teil der untersuchten Individuen vor, und zwar immer nur in den Drüsen des Fußrandes oder Fußrückens. Bei ausgewachsenen Tieren war dieser Typus auch noch zu finden, aber seltener als bei jungen

Abb. 22.

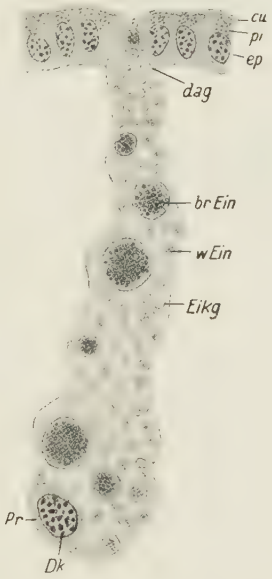

Abb. 23.

Abb. 22. Reife Eiweißdrüse, Blasenstruktur, angeschnitten. Mantelwulst nahe Atemloch. 3 Monate alt. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 21.

Abb. 23. Reife Eiweißdrüse mit Einschlüssen, aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Fußrand. Etwa $1^1/_2$ Jahre alt. ZENKER. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 450fach. *brEin* braune, doppelbrechende Einschlüsse im Eiweiß; *cu* Cuticula; *pi* gelbe Pigmentkörner; *wEin* weiße, einfach brechende Einschlüsse im Eiweiß. Sonstiges wie Abb. 21.

Schnecken. Die einfach lichtbrechenden Vorstadien sind bedeutend zahlreicher als die eigentlichen doppelbrechenden Gebilde. Was diese eigentümlichen »Einschlüsse« nun vorstellen, konnte nicht entschieden werden. Um Kalk, auf den man zuerst schließen mußte, handelt es sich nicht, da specifische Reagentien wirkungslos blieben und gerade das säurehaltige ZENKER-Gemisch diese Formen am besten konservierte. Es käme eventuell in Betracht, daß diese »Einschlüsse« besondere Umbildungen des Eiweißes selbst darstellen. Doch können sichere Ergebnisse über ihre Natur nur durch spezielle, physiologisch-chemische Untersuchungen ermittelt werden.

Die Eiweißdrüsen reagieren auf Tinktion acidophil. Jedoch schwankt ihr Farbton bei den einzelnen Typen außerordentlich. Mit Thionin färben sie sich hellblau bis dunkel- und grünlich-blau; mit Safranin rosa bis rot, mit Eosin ebenfalls rosa bis rot, mit Lichtgrün gelbgrün bis dunkelgrün. Der hellere Farbton entspricht bei dieser Zusammenstellung meistens dem homogenen Typus, der dunklere der Kügelchenstruktur.

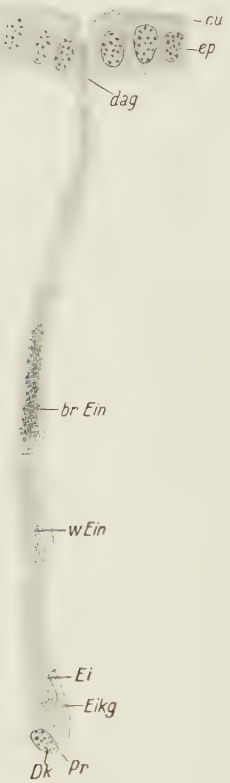

Abb. 24. Reife Eiweißdrüse, mit Einschlüssen. Fußrand. Etwa 1½ Jahre alt. ZENKER Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 23.

Die äußere Form der Eiweißdrüsen ist vorwiegend länglich-bandartig mit einer schwachen Erweiterung am basalen Ende, während der Ausführgang sich nur wenig absetzt (Abb. 16, 18, 19, 20, 21, 23, 24). Die Eiweißdrüsen können besonders am Mantelwulst außerordentlich tief ins Bindegewebe reichen. Hier habe ich Längen bis zu 1500 μ, also $1^1/_2$ mm gemessen. Es ist klar, daß in solchen Fällen nicht die gesamte Drüse auf einem Schnitt zu sehen ist (Abb. 17, 22). Selbst wenn man eine ganze Schnittserie durchsieht, gelingt es einem oft nicht mehr, die Drüse zu rekonstruieren, da ihre Breite dementsprechend auch bis zu 120 μ mißt und die einzelnen Schnitte nur 5 μ dick sind. Im basalen Zellende sitzt meist haubenartig der granulierte, erhebliche Protoplasmarest (*Pr*), der häufig Vacuolen mit Secret enthält. Von diesem Protoplasma wird der Kern (*Dk*) umschlossen, der gegenüber dem Kern der Schleimdrüsen ein sehr pralles Aussehen aufweist und oft ziemliche Größe erreicht. Seine äußere Größe variiert je nach dem ihm zur Verfügung stehenden Raum. Neben vielen Chromatinbröckchen ist noch mitunter der Nucleolus (*Nu*) sehr ausgeprägt vorhanden. — Die Eiweißdrüsen kommen an dem ganzen drüsentragenden Epithel, wohl mit Ausnahme der Fußsohle, wo sie übrigens vereinzelt auch beobachtet werden konnten, vor. Am Fußrücken sind sie, wie auch die andern Hautdrüsen, spät und schwach ausgebildet. Dagegen ragen sie am Fußrand, nahe der Sohle, wo sie sehr früh auftreten, bis tief in das Bindegewebe hinein. An der vorderen Wand des Mantelwulstes scheinen die Eiweißdrüsen verhältnismäßig spärlich zu sein, daß sie von den Kalkdrüsen

in weitem Maße ersetzt werden. Nur in der Nähe der Mantelrinne erhält sich eine größere Gruppe von Eiweißdrüsen. An der hinteren Mantelwulstwand dagegen sind sie zusammen mit den Manteldrüsen die beherrschenden Elemente. Vor allem findet sich hier die vacuolisierte Form äußerst zahlreich vor.

Die Aufgabe der Eiweißdrüsen ist nach Herfs und Zill eine Wehrfunktion, welche Annahme auch von anderen Autoren für entsprechende, acidophile, eiweißhaltige Drüsen getroffen wird. Hierher gehören z. B. auch die »giftigen Secretmassen«, die Rawitz (1888 –1892) von vielen Muscheln beschreibt. Ich habe beobachtet, daß bei konservierten Schnecken, die während der Abtötung besonders viel Secret aussonderten, auf den Schnitten nur noch wenig gefüllte Eiweißdrüsen zu sehen waren, dafür aber große Mengen abgeschiedenen Eiweißsecrets vor dem Epithel. Dies scheint mir auch dafür zu sprechen, daß auf Reizungen das Eiweiß zur Verteidigung verbunden mit Mantelschleim ausgestoßen wird.

2. Kalkdrüsen.

Die Kalkdrüsen bereiten bei ihrer Identifizierung gewisse Schwierigkeiten. Das einzige Mittel, um sie sicher von den andern Hautdrüsen zu unterscheiden, war die Anwendung der Silbernitratprobe. Auch dieses Reagens konnte oft versagen, wenn die Anhäufung des Kalks in den ursprünglichen Eiweißdrüsen noch nicht einen genügenden Grad erreicht hatte. Auch wird der Kalk durch die Zenker-Fixierung sehr stark in Mitleidenschaft gezogen, so daß man immer für die Untersuchung der Kalkdrüsen Sublimat als Konservierungsmittel anwenden muß. Aus Zills und Prenants Angaben scheint hervorzugehen, daß die Kalkdrüsen sich infolge ihres Eiweißgehaltes acidophil färben. In Wahrheit tinigieren sich aber die reifen Kalkdrüsen basophil, wenn auch nicht so ausgesprochen wie die Schleimdrüsen. Immerhin läßt es sich auf diese Weise erklären, warum Herfs (1922) die Manteldrüsen und Kalkdrüsen miteinander verwechseln konnte. Auch Burkhardt (1916) behauptet irrtümlich, daß die Kalkdrüsen auch Mucin enthalten sollen. In allerletzter Zeit fand ich meine Beobachtung bei Wächtler (1929) für *Caecilioides acicula* bestätigt, daß die Kalkdrüsen sich fast ebenso wie die Schleimdrüsen färben. — Doch unterscheiden sie sich von den letzteren durch ihren lila-roten Ton bei Tinktion mit Hämalaun oder Thionin. Besonders Thionin gibt klare Bilder von dem Secret der Kalkdrüsen, während die andern Farbstoffe die Einzelheiten der Struktur nicht so zur Geltung bringen.

In Abb. 25 sieht man ein junges, wenn auch schon secretreifes Stadium, kurz nachdem der Kalk in der Eiweißdrüse nachgewiesen werden kann. Der ganze Drüseninhalt besteht aus einer zerklüfteten, granulierten Masse, in der eine Anzahl verteilter Kalkkügelchen (*Kakg*) unterschieden werden können. Die äußere, länglich-bandförmige Gestalt entspricht noch ganz der der Eiweißdrüsen, wie sie oben beschrieben worden ist. Die Secretion nimmt nun immer mehr zu; der Drüsenbauch erweitert sich immer stärker und sinkt immer tiefer in das Bindegewebe ein (Abb. 26). Aus der Entfernung des Drüsenbauches vom Epithel kann man, ähnlich wie bei den ausgewachsenen Eiweißdrüsen, auf eine Länge der Kalkdrüsen von bis zu 1500 μ schließen, während die Breitenausdehnung bis zu 200 μ beträgt. Der Ausführgang ist gegenüber dem Drüsenbauch sehr schwach entwickelt geblieben und enthält wenig Secret, so daß tatsächlich bei älteren Tieren das ganze Bindegewebe selbst von Kalksecret erfüllt zu sein scheint, was ja auch manche Autoren angenommen haben. Die ontogenetische Entwicklungsgeschichte wird uns aber lehren, daß es sich hier um Drüsen handelt, die natürlich auch eine Zellmembran, deren Existenz Prenant bestritten hat, besitzen.

Abb. 25. Junge reife Kalkdrüse, aus vielen Schnitten rekonstruiert. Mantelwulst. 11 Wochen alt. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. *cu* Cuticula; *Kakg* Kalkkugeln. Sonstiges wie Abb. 21.

Ebenso wie die Anschwellung des Drüsenbauches durch die übermäßige Secretentwicklung hervorgerufen ist, bewirkt diese letztere auch, daß der chromatinreiche Kern (*Dk*) mit wenig körnigem Protoplasma (*Pr*), oft stark beschädigt, am basalen Zellende erscheint. (In Abb. 26 ist

der Kern rekonstruiert.) Wenn man daher häufig Chromatinbrocken anscheinend außerhalb des Kernes beobachten kann, so ist dieses Phänomen, auf das schon PRENANT aufmerksam macht, wohl darauf zurückzuführen, daß der Schnitt durch seinen Kalkgehalt sehr leicht lädiert wird.

Der Drüseninhalt besteht hier aus einer ungeheueren Menge kleiner Kügelchen (*Kakg*). Unter diesen fallen eine Reihe größerer Gebilde

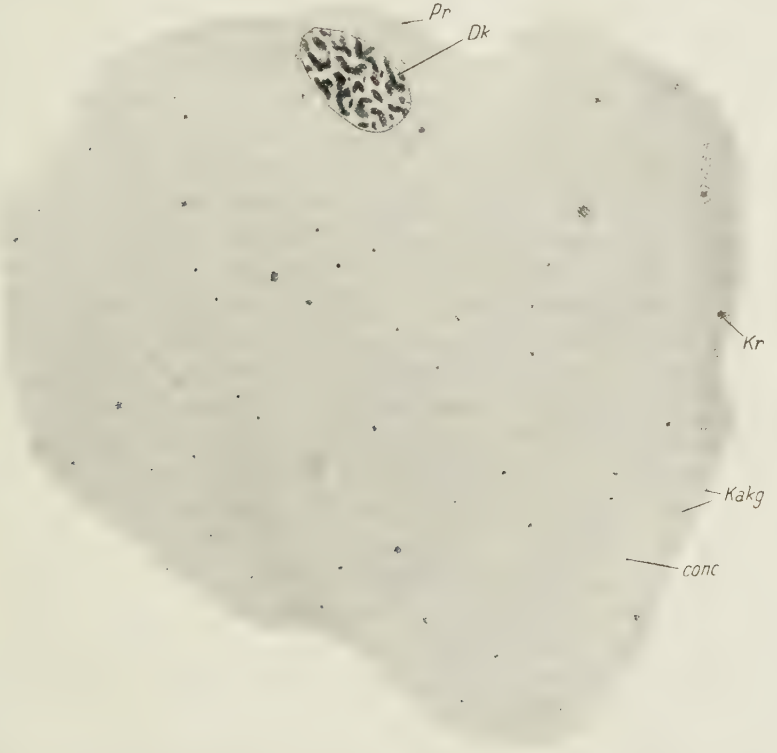

Abb. 26. Ausgewachsene reife Kalkdrüse, angeschnitten. Mantelwulst. Kern etwas rekonstruiert. Erwachsenes Tier. Sublimat. Thionin. Vergr. etwa 450fach. *conc* concentrisch geschichtete, abgeplattete Kalkkugeln; *Dk* Drüsenkern; *Kakg* Kalkkugeln; *Kr* kristallinische Kalkbildungen; *Pr* Protoplasmarest.

auf, die dann ein mehr scheibenförmiges Aussehen mit centralen Kernen und stufenförmiger, konzentrischer Streifung annehmen (*conc*). Mitunter sieht man auch eine schwache radiäre Strichelung. Die abgeflachten Kugeln, die etwa 6 μ Durchmesser erreichen können, erscheinen teils heller, teils dunkler. Während die kleinsten Kugeln bei Thioninfärbung mehr bläulich getönt sind, zeigen die größeren Gebilde einen mehr rötlichen Ton. Sehr häufig war zu beobachten, daß gerade in mittelgroßen Kugeln krystallinische Bildungen (*Kr*) auftauchten, die

sternförmig vom Centrum nach der Peripherie strahlten und deutliche Doppelbrechung zeigten.

Prenant, der sich speziell mit der Kalkabscheidung beschäftigte, berichtet nur von selten konzentrisch gestreiften Kugeln innerhalb der Drüsen. An frischen Secretaufstrichen, die er durch Reizung vom Mantelwulst gewonnen hatte, konnte er nach dem Vorbilde von Flössner (1914—1916) das außerordentliche Wachsen dieser Kugeln, die schließlich sphärolithische Struktur annahmen, feststellen. Dann tauchten die krystallinischen Bildungen auf, die anscheinend denen entsprechen, die ich schon in den kleineren Kugeln in den Drüsen selbst beobachten konnte. Nach Prenant besteht die Substanz dieser Kugeln aus Kalk und einem albuminösen Stroma. In den Kalkdrüsen tritt sowohl kohlensaurer, wie auch phosphorsaurer Kalk auf. Zill gibt an, daß phosphorsaurer Kalk mit der Silbernitratprobe erst einen gelbleuchtenden Niederschlag hervorruft, der dann bei der Anwesenheit von Eiweißstoffen in Schwarz übergeht. Ich konnte auch auf diese Weise das Vorhandensein von phosphorsaurem Kalk nachweisen, der aber nur einen geringen Anteil gegenüber dem kohlensauren ausmacht. Der letztere gibt sich ja schon dadurch zu erkennen, daß bei Säurezusatz kleine CO_2-Bläschen aufsteigen. Immerhin sind in dem von den Kalkdrüsen des Mantelwulstes produzierten Epiphragma sechsmal so viel Phosphate vorhanden als in der vom Mantelepithel secernierten Schale.

Auf die chemischen Hypothesen, mit denen Prenant die Bildung der geschilderten Kugeln und die Auskrystallisierung des Kalks ausführlich zu begründen sucht, kann in dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Wenn durch Säurezusatz die Kalkkonglomerate aus den Drüsen entfernt worden sind, bleibt nur ein geringes, sich schwach acidophil färbendes organisches Substrat zurück, wie es schon Zill und Prenant beobachtet haben. Einen ähnlichen Anblick gewährt ein Teil der Kalkdrüsen im Winterschlaf, da sie sich zum Herbst bei der Winterdeckelbildung entleert haben. Doch finden wir auch bei solchen Tieren immer noch eine ganze Anzahl secreterfüllter Kalkdrüsen.

Die jungen Kalkdrüsen treten zuerst bei etwa 2—3 Monate alten Schnecken in kleiner geschlossener Gruppe in der Mitte der vorderen Mantelwulstwand auf (Abb. 2, *Kd*). Später breiten sie sich immer stärker aus, so daß bei ausgewachsenen Tieren von einem gewissen Abstand von der Mantelrinne ab die ganze vordere Wand des Mantelwulstes von Kalkdrüsen erfüllt ist. Am Fußrücken und Fußrand kommen die Kalkdrüsen nur selten zur Ausbildung und scheinen in diesem Falle

über ein gewisses junges Secretstadium, wie es in Abb. 25 wiedergegeben ist, nicht herauszugehen.

Die Kalkdrüsen des Mantelwulstes haben die Aufgabe, zusammen mit den Manteldrüsen die Substanzen für den Aufbau des Epiphragmas abzuscheiden. Ferner soll die Konsistenz der zum Trockenschutz dienenden Schleimdecke durch Kalkbeimischungen erhöht werden.

C. Pigmentdrüsen.

Die Pigmentdrüsen heben sich von allen anderen Hautdrüsen durch ihre gelbe Eigenfarbe ab. Sie wurden zuerst von Zill (1924) eingehend beschrieben. Jedoch sind sie auch schon früher beobachtet worden, wenn man sich auch nicht über ihr Wesen klar war. So erwähnen Vogt und Jung (1888) »birnenförmige, gelbe Bläschen enthaltende Zellen« in der Rückenhaut von *Helix pomatia*. Auch Herfs (1922) berichtet von derartigen Drüsen bei *Planorbis*, was Zill anscheinend ganz übersehen hat. Schließlich kann man noch annehmen, daß eine Anzahl der älteren Angaben, wie z. B. die von Flemming (1870), über gelbe »Farbdrüsen« unsere »Pigmentdrüsen« und nicht die »Eiweißdrüsen« meinen.

Die äußere Form der Pigmentdrüsen ist meistens sehr charakteristisch. Ihre Größe ist nicht erheblich und geht nur in seltenen Fällen über 100–150 μ Länge hinaus. Oft stellen gerade die kleineren Drüschen bauchig erweiterte Kölbchen dar, die mit einem ganz schmalen Ausführgang münden (Abb. 28). Überwiegend zeigen die Pigmentdrüsen eine längliche, nicht zu breite Gestalt; der Ausführgang setzt sich direkt vor dem Epithel immer scharf ab und bleibt bis zur Mündung sehr eng (Abb. 27, 29, 30, *dag*). Der unansehnliche, oft abgeplattete Kern (*Dk*) liegt basal, seitlich oder endständig, an die Zellwand gedrückt. Er ist von einem so schwachen Rest Protoplasma (*Pr*) umgeben, daß dieses häufig fast gar nicht zu sehen ist.

Das Secret bewahrt seine Struktur am besten bei Zenker-Fixierung. Es kann verschiedenes Aussehen aufweisen. Meistens sind die Körnchen (*pi*) in der Zelle fein verteilt, wie in Abb. 27 und 28; man bemerkt dann öfters auch kugelartige Gebilde (*piky*), aus denen anscheinend die Körnchen durch Auflösung hervorgehen. Dann wieder können die Körnchen sich zu einem flachen Band anordnen, das sich durch die ganze Zelle hinzieht (Abb. 29). Bei sehr pigmentreichen Exemplaren erscheinen schließlich die Drüsen völlig von groben Körnern erfüllt (Abb. 30). — Wie schon Zill richtig beobachtete, wird das Secret von Sublimat so stark in Mitleidenschaft gezogen, daß bei derartiger Konservierung die Pigmentdrüsen fast leer erscheinen. Bei Fixierung mit

Formol oder Flemming ballt sich der Drüseninhalt zu größeren Kugeln zusammen (Abb. 31, *pikg*). — Die Eigenfarbe des Pigments ist goldgelb

Abb. 28.

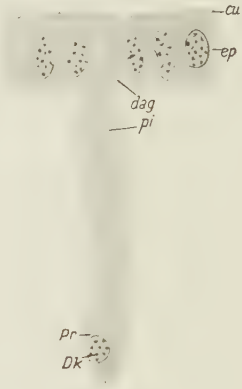

Abb. 29.

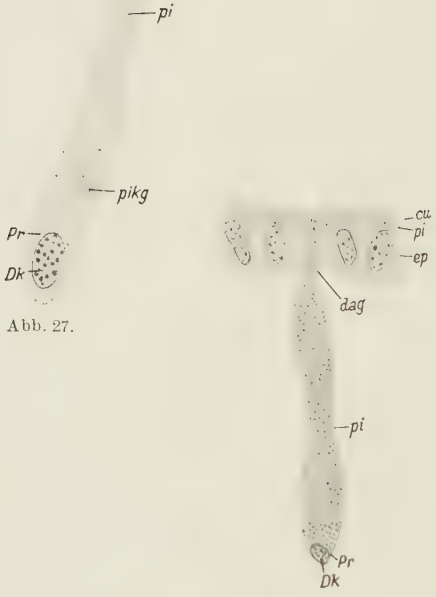

Abb. 27.

Abb. 30.

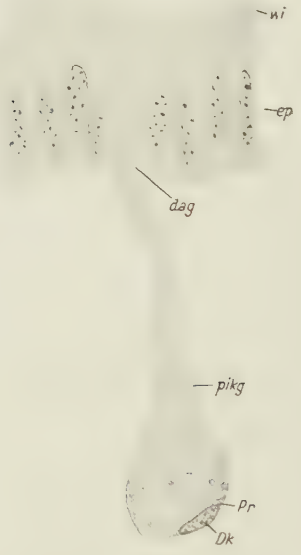

Abb. 31.

Abb. 27. Reife Pigmentdrüse. Fußrücken. Erwachsenes Tier. Zenker. Delafield-Eosin. Vergr. etwa 560fach. *cu* Cuticula; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *ep* Epithelzellen; *pi* Pigmentkörner; *pikg* Pigmentkugeln; *Pr* Protoplasmarest.

Abb. 28. Reife Pigmentdrüse. Fußrand. Etwa 1½ Jahr alt. Zenker. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 560fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 27.

Abb. 29. Reife Pigmentdrüse. Mantelwulst. Erwachsenes Tier. Zenker. Delafield-Eosin. Vergr. etwa 560fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 27.

Abb. 30. Reife Pigmentdrüse. Fußrücken. Erwachsenes Tier. Zenker. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 560fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 27.

Abb. 31. Reife Pigmentdrüse. Fußsohle. Erwachsenes Tier. Flemming. Gentianaviolett. Vergr. etwa 560fach. *Wi* Wimpersaum. Sonstiges wie Abb. 27.

und bleibt besonders gut bei Tinktion mit Hämalaun-Eosin erhalten. Lichtgrün gibt dem Secret dagegen schon einen gelblich-grünen Ton. Thionin, ebenso wie Methylenblau, bewirken eine totale Umfärbung dieser Pigmente in Dunkelgrün. —

Die Pigmentdrüsen, die sehr spät, manchmal erst bei einjährigen Schnecken in Erscheinung treten, sind vor allem am Fußrücken und Fußrand anzutreffen. Sie kommen auch an der Fußsohle noch häufig vor. Sehr selten sind sie dagegen am Mantelwulst zu bemerken. Die Stärke ihres Vorkommens, wie vor allem die Dichte ihres Secrets, kann individuell erheblich schwanken. Ich möchte mit Zill darin übereinstimmen, daß während des Winterschlafes die Pigmentdrüsen im Gegensatz zu den meist ruhenden anderen Hautdrüsen sich durch ziemlichen Secretgehalt auszeichnen. — Mit den Pigmentdrüsen zusammen treten in den überwiegenden Fällen, besonders am Fußrand und Fußrücken, entsprechende Pigmentkörnchen in den distalen Teilen des anschließenden Epithels auf, wie es Zill schon beschrieben hat (Abb. 28, 30, *pi*).

Zill hat ausführliche Betrachtungen über die Bedeutung dieses gelben Pigments im Epithel und in den Pigmentdrüsen angestellt. Er fand, daß bei ungünstigen Lebensbedingungen, z. B. Trockenheit, die Schnecken schon äußerlich ein stark gelbliches Aussehen an den betreffenden Körperteilen gewährten. Er führt diesen Vorgang darauf zurück, daß im »Trockenschlaf« die Pigmentdrüsen keine Möglichkeit haben, ihr sich immer weiter bildendes Secret abzugeben und daher dieses aufspeichern müssen. Daß die Secretion im »Trockenschlaf« nicht, wie bei den anderen Hautdrüsen, eingeschränkt wird, ist einer der Beweise für Zills Theorie, daß dieses Pigment ein Abfallprodukt des hier unverändert weitergehenden Stoffwechsels, also ein Excret, darstelle. Ferner spricht für diese Annahme die Ähnlichkeit dieser Concremente der Pigmentdrüsen mit denen anderer sicher excretorischer Elemente, wie Leydigscher Bindegewebszellen, gewisser Zellen der Leber und bestimmter Amöbocyten. — Diese Erklärung, daß es sich bei den ganz aus dem Rahmen fallenden Pigmentdrüsen um Elemente excretorischer Natur handele, klingt ganz plausibel, zumal wenn man bedenkt, daß in neuerer Zeit öfters Pigmente als Abfallprodukte des Stoffwechsels angesehen werden. So hat auch Barr (1928), der Zills Untersuchungen gar nicht kannte, für *Arion ater* angenommen, daß die sich dort ebenfalls in Hautdrüsen ablagernden roten Pigmente derartige Excrete seien.

Wir können also vermuten, daß bei Weinbergschnecken, die ein gewisses Alter erreicht haben, überhandnehmende Abbauprodukte des

Stoffwechsels durch die Leibesflüssigkeit an bestimmten Stellen des Körpers abgelagert werden. Dazu gehören meines Erachtens auch die von Zill nicht erwähnten, gelben Pigmentkörner des Lungendachepithels, welche wahrscheinlich die Schalensecrete färben und mit diesen bei der Gehäusebildung ausgeschieden werden. Ferner kommt es dann zu den besagten Anhäufungen von gelben Pigmentkörnchen in den Epithelzellen des Fußes; was aus diesen Ablagerungen im weiteren Verlaufe wird, ist unbekannt. Schließlich werden für die Entfernung der Excrete aus dem Schneckenkörper noch besondere Hautdrüsen, unsere Pigmentdrüsen, in Anspruch genommen. — Ob diese aus dem Stoffwechsel als überflüssig abgeschiedenen Pigmente sekundär eine Bedeutung für den Körper durch ihre gelbe Färbung haben, steht noch dahin.

III. Entwicklung der Hautdrüsen.

Die Frage, ob die subepithelialen Hautdrüsen der Mollusken aus dem Epithel eingesunken oder umgekehrt aus dem Bindegewebe nach außen durchgebrochen sind, ist eine der meist umstrittenen auf diesem ganzen Gebiet. Es ist ja einleuchtend, daß eine Klärung dieses Problems nicht nur Bedeutung für eine vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Hautdrüsen der Wirbellosen hat (bei den Vertebraten stammen die Hautdrüsen bekanntlich aus dem Ectoderm), sondern daß auch die einzelnen Hautdrüsen selber und ihre Secretbildung dadurch ganz anders verdeutlicht werden.

Flemming (1870) nahm an, daß es sich bei den subepithelialen Hautdrüsen der Landschnecken um Gebilde handele, die aus erweiterten Bindegewebsmaschen hervorgegangen und dann mit epithelialen Becherzellen als Ausführgängen in Verbindung getreten seien. 1877 widerruft er jedoch in einer kurzen Anmerkung diese Ansicht und tritt für eine epitheliale Herkunft der Hautdrüsen ein, wie es schon Boll (1869) getan hatte. Leydig (1876) nimmt diese epitheliale Abstammung nur für die Schleimdrüsen an; die Kalk- und Farbdrüsen sollen dagegen nach ihm mehrzellig sein und aus den Maschen des Bindegewebes hervorgehen. Nach Simroth (1876) sind die Schleimdrüsen ebenfalls vielzellig und Elemente des Bindegewebes. Ebenso sprechen sich List (1886) und Hoyer (1890) für die bindegewebige Herkunft der Hautdrüsen der Gastropoden aus. Auch Plate (1898) behauptet, daß in den überwiegenden Fällen die Hautdrüsen der Mollusken sich aus nach außen durchbrechenden Bindesubstanzzellen entwickeln. In gleicher Richtung bewegen sich die in seinem Institut in neuerer Zeit veröffentlichten Arbeiten von Beck (1912) und Matthes (1914—1915). In seinem Lehr-

buch (1922) führt Plate dagegen die subepithelialen Hautdrüsen der Schnecken geradezu als ausgesprochenes Beispiel für epitheliale Herkunft an. Techow (1910) konnte als erster auf Grund von Regenerationsversuchen nachweisen, daß die Schleimdrüsen aus dem Epithel einsinken. Doch hat er sich nicht besonders mit den Drüsen abgegeben, so daß seine Ergebnisse nur sehr allgemeiner Natur sind. — Burkhardt (1916) glaubt immerhin, aus Techows Resultaten schließen zu dürfen, daß nicht nur die Schleimdrüsen, sondern auch die Kalkdrüsen aus dem Epithel stammen. — Herfs (1922) und Zill (1924) nehmen die epitheliale Abstammung der Hautdrüsen als selbstverständliche Voraussetzung an, wie aus ihren vergleichend-physiologischen Betrachtungen über den Übergang von den epithelialen Becherzellen zu den subepithelialen Hautdrüsen hervorgeht. Trotzdem erscheint die Frage immer noch nicht geklärt, wenn man die ausführliche, aber ohne Kenntnis der neueren Autoren abgefaßte Arbeit von Prenant (1924) ansieht. Der Verfasser behauptet, daß die verschiedenen Hautdrüsen des Mantelwulstes bei *Helix pomatia* aus Leukocyten entstehen, die sich in den Maschen des Bindegewebes festsetzen und dann während der Secretbildung Fortsätze zum Epithel entsenden. Auch Barr (1928) rechnet die Hautdrüsen unter die bindegewebigen Elemente, wenn er sich auch nicht über ihren Entwicklungsgang weiter ausspricht.

In den folgenden Kapiteln werde ich versuchen, den Nachweis zu führen, daß die Hautdrüsen von *Helix pomatia* direkt aus dem Epithel durch Einsinken in das Bindegewebe entstehen. Und dieser Nachweis dürfte eine um so größere Sicherheit für sich beanspruchen können, als er auf ontogenetischem Wege an embryologischem Material erzielt worden ist, während die anderen Beobachter, mit Ausnahme von Techows Regenerationsversuchen, ihre Untersuchungen durch Vergleiche der einzelnen Drüsen bei erwachsenen Tieren durchführten. Daß diese letztere Methode die Möglichkeit grober Fehlerquellen in sich birgt, erscheint klar. Wie schon öfters betont, liegen die Drüsenbäuche häufig so tief im Bindegewebe, daß der äußerst schmale, dazu noch geschlängelte Ausführgang selten vollständig, selbst auf mehreren folgenden Schnitten, aufgefunden werden kann. Es kommen auf diese Weise täuschende Bilder zustande, so daß ich selbst mir anfangs im unklaren war, ob wirklich alle Drüsentypen aus dem Epithel stammen, bis mir die embryologischen Untersuchungen die unbedingte Gewißheit dafür brachten. Man kann hier gerade als Beweis, wie die Irrtümer zustandekamen, Plate und Prenant anführen, die sich in besonders ausführlicher Weise für die bindegewebige Herkunft der Hautdrüsen eingesetzt haben. Beide

Autoren geben als charakteristisch Bilder wieder, auf denen drüsige Elemente im Bindegewebe zu sehen sind, die spitze Ausläufer nach dem entfernt liegenden Epithel zu zeigen. Das sollen die Anfänge des Durchbruchversuches sein. Tatsächlich handelt es sich einfach um den angeschnittenen Ausführgang, dessen distaler Teil wahrscheinlich auf den folgenden Schnitten zu finden gewesen wäre.

Wenn hier der Beweis für die Abstammung der Hautdrüsen aus dem Epithel gerade an der Weinbergschnecke angetreten worden ist, so steht es doch sicher fest, daß wir diese Tatsache nicht nur für die übrigen Gastropoden, sondern, wie es schon SIEBERT (1913) getan hat, auch für die Acephalen ebenfalls annehmen dürfen, da ja die betreffenden histologischen Verhältnisse in allen diesen Gruppen im Prinzip gleich sind. Es wäre von Interesse, auch die Hautdrüsen der Turbellarien einmal unter diesen neuen Gesichtspunkten zu prüfen; denn PRENANT behauptet, auch hier eine Herkunft aus dem Bindegewebe nachgewiesen zu haben.

A. Übereinstimmende Anfangsstadien der Entwicklung.

Die ersten Stadien des Einsinkens von Epithelzellen ins Bindegewebe, um sich dort zu Drüsen umzubilden, können besonders zahlreich an jungen Embryonen, etwa 12 Tage nach der Eiablage, beobachtet werden; es finden sich übrigens in diesem Alter auch schon vereinzelte Drüsen, vor allem Manteldrüsen, mit Secretbeginn. Die Anfangsstufen der Entwicklung erscheinen für alle Drüsenarten gleich, so daß man in diesem Stadium noch nicht entscheiden kann, welcher Typ aus der gerade einsinkenden Epithelzelle hervorgehen wird, da ja an dem zu diesen Untersuchungen am besten geeigneten Mantelwulst alle Drüsenarten durcheinander vorkommen. An der Fußsohle kann man dagegen mit großer Gewißheit voraussagen, daß nur Sohlendrüsen aus den ersten undifferenzierten Stadien werden können. Ich werde daher, um wenigstens einen geschlossenen Entwicklungsgang zeigen zu können, bei dem noch folgenden Kapitel über die Entstehung der Sohlendrüsen deren erste Stufen, die natürlich prinzipiell, wie man auch sehen kann, denen der andern Hautdrüsen entsprechen, noch einmal besonders wiedergeben (Abb. 43, 44, 45).

Färben wir also den embryonalen Mantelwulst mit Thionin, dem für diese Zwecke angebrachtesten Tinktionsmittel, und differenzieren dann vorsichtig in 96%igem Alkohol, so können wir erkennen, wie sich in dem blau gefärbten Epithel einzelne Zellen durch einen viel dunkleren Ton herausheben (Abb. 32 *Dz*). Bei näherer Betrachtung zeigt

sich, daß eine derartige Zelle etwas verschmälert ist, vor allem am distalen Ende. Der Kern (*Dk*), der bei den anderen embryonalen Epithelzellen mehr in der Mitte liegt, nimmt hier fast den ganzen basalen Zellteil ein. Die gesamte Zelle erscheint gegenüber den anderen stark zusammengedrückt, womit auch die dunklere Plasmafärbung verbunden

Abb. 32.

Abb. 33.

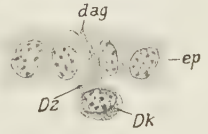

Abb. 34.

Abb. 32. Drüsenzelle, aus dem Epithel einsinkend. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *Dk* Drüsenkern; *Dz* junge Drüsenzelle; *ep* Epithelzellen.

Abb. 33. Drüsenzelle, aus dem Epithel einsinkend. Mantelwulst. 12 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 32.

Abb. 34. Drüsenzelle, aus dem Epithel einsinkend. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *dag* Drüsenausführgang. Sonst wie Abb. 32.

ist. Auf der nächsten Stufe (Abb. 33) ist schon deutliche Differenzierung in einen sehr schmalen, distalen Zellteil und einen basalen Zellbauch eingetreten; letzterer ragt bereits ein wenig unter das Epithel. Schließlich beginnt er in das Bindegewebe einzusinken, während das Epithel nur noch den Ausführgang (*dag*) enthält (Abb. 34). Der Kern (*Dk*), der

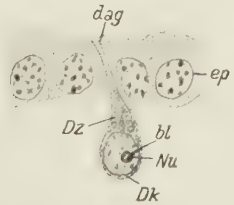

Abb. 35.

Abb. 36.

Abb. 35. Eingesunkene, noch undifferenzierte Drüsenzelle. Mantelwulst. 12 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *bl* Bläschen im Nucleolus; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern: *Dz* junge Drüsenzelle; *ep* Epithelzellen; *Nu* Nucleolus.

Abb. 36. Eingesunkene, noch undifferenzierte Drüsenzelle. Mantelwulst. 12 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 35.

fast den ganzen Zellbauch ausfüllt, hat sich bisher nicht weiter verändert. Dagegen zeigt er auf den folgenden Stadien (Abb. 35, 36) eine ausgeprägtere Struktur, indem ein oder zwei kleine Nucleoli (*Nu*), die sich mit Thionin sehr hübsch weinrot färben, deutlich hervortreten. Mitunter kann man in einem von ihnen auch noch ein winziges Bläschen (*bl*) erkennen. Die Zellen (*Dz*) sind währenddessen bis zu einer Länge von 30 μ und mehr in das Bindegewebe eingesunken, Bauch und Aus-

führgang (*dag*) unterscheiden sich sichtbar. In dem dunkelkörnigen Plasma beginnen, und zwar zuerst im distalen Teil, helle Stellen aufzutreten, die zu der Differenzierung des Secrets überleiten.

Es dürfte wohl ein nutzloses Unterfangen sein, eine Ansicht darüber zu äußern, welche Gründe die einen Epithelzellen dazu veranlassen, in das Bindegewebe einzusinken, und die anderen nicht. Gegen die Annahme, daß diese einsinkenden und später zu Drüsen sich umbildenden Epithelzellen sozusagen von vornherein für ihre Aufgabe prädestiniert sind, scheint mir die Beobachtung zu sprechen, daß die Zellenzahl des Epithels während dieser Embryonenzeit unaufhörlich durch zahllose Mitosen vermehrt wird und daher die immer wieder frisch einsinkenden Zellen auch aus solchen neugebildeten Elementen hervorgehen müssen. Jedoch kann man über dieses ganze Problem natürlich ebensowenig etwas Sicheres sagen, wie über die Frage, ob die so charakteristische, oben wiedergegebene Art des Einsinkens auf eine aktive Bewegung der betreffenden Zelle zurückzuführen ist oder auf passives Herausgedrücktwerden aus dem Epithelverband.

B. Differenzierung der einzelnen Drüsen.

Nach Prenant (1924), der ja die Hautdrüsen irrtümlicherweise aus Lymphocyten des Bindegewebes hervorgehen läßt, sollen die ersten Secretstadien den Schleim- und den Kalkdrüsen gemeinsam sein. Unter dem Einfluß des Chromidialapparates und auch des Kernes verflüssigen sich nach ihm weite Strecken des Plasmas zu »hyalinen« Räumen, in denen dann je nachdem sich Schleim oder Kalk ausdifferenziert.

Ich möchte demgegenüber behaupten, daß mit dem Beginn der Umwandlung des Plasmas auch die Differenzierung in die einzelnen Secrettypen gegeben ist. Es stimmt ja, daß die Art der ersten Secretbildung bei allen Drüsentypen im Prinzip auf einer Verflüssigung und Umbildung des Protoplasmas zu beruhen scheint; nur nehmen diese Prozesse in den einzelnen Fällen ein differierendes Aussehen an, durch das man die verschiedenen entstehenden Drüsensecrete unterscheiden kann. Doch sind die Grenzen zwischen diesen Drüsenarten in den ersten Secretbildungsstadien noch fließend, so daß man den in den nächsten Kapiteln gegebenen Charakterisierungen der verschiedenen Frühstadien keinen allzu entscheidenden Wert beilegen darf, sondern sie mehr unter dem Gesichtspunkt einer Arbeitshypothese auf Grund hervorstechender Typen betrachten muß. Der Kern spielt sicherlich eine erhebliche Rolle bei der Secretbildung, wie aus seiner zunehmenden Größe und dem deutlichen Sichtbarwerden der Nucleolen unter den Chromatinbrocken

zu entnehmen ist. Jedoch erschienen mir Bilder, auf denen Chromatin außerhalb des Kernes zu sehen war, unter unnatürlichen Umständen entstanden zu sein.

Über die Ursachen, die zu der Differenzierung der anscheinend doch anfangs gleichen eingesunkenen Epithelzellen in die verschiedenen Drüsenarten führen, besteht ebensolche Ungewißheit wie über die oben angeschnittene Frage, welche Gründe einzelne Epithelzellen zum Einsinken veranlaßt haben. PRENANT gibt für die Kalkdrüsen der Vermutung Ausdruck, daß sie sich von den mit den Schleimdrüsen gemeinsamen Anfangsstadien differenzieren, wenn sie durch ihr Wachstum eine chemisch spezialisierte Zone des Gewebes erreicht haben; es ist hierauf noch im Zusammenhang zurückzukommen.

1. Manteldrüsen.

Am frühesten und schnellsten unter allen Hautdrüsen pflegen die Manteldrüsen des Mantelwulstes ihr Secret auszubilden. Die junge, eben eingesunkene Zelle zeigt bei Beginn des Auftretens des ersten Secretes ein charakteristisches Aussehen (Abb. 37). Ihre Form ist

Abb. 37.

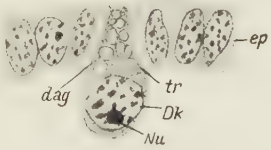

Abb. 38.

Abb. 37. Junge Manteldrüse. Secretbildung. Mantelwulst. 11 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 35.

Abb. 38. Junge Manteldrüse. Secretbildung. Mantelwulst. 11 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *tr* Secrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 35.

breit und flaschenförmig; der Ausführgang (*dag*) setzt sich nur wenig verschmälert ab. Der große runde Kern (*Dk*) enthält einen Nucleolus (*Nu*) und Chromatinbröckchen. In dem bei Thioninfärbung dunkelblauen körnigen Plasma scheinen winzige, helle Verflüssigungströpfchen aufzutreten. Auf der nächsten Stufe (Abb. 38) hat sich die Form der Zelle kaum verändert. Dagegen haben sich im Plasma eine Anzahl deutliche, bräunlich-violette, schleimerfüllte Vacuolen (*tr*) herausgebildet. Die Drüse sinkt inzwischen weiter ein, ohne daß sie ihre flaschenförmige Gestalt aufgibt (Abb. 39). Der vergrößerte Kern (*Dk*) nimmt eine ovale Form in der Längsrichtung der Zelle an. Es sind mitunter zwei Nucleoli (*Nu*) sichtbar. Während der basale Zellteil um den Kern herum noch die unveränderte, dunkelkörnige Plasmastruktur, höchstens mit ver-

streuten winzigen Flüssigkeitsbläschen, aufweist, wird die distale Zellregion schon größtenteils von mehr oder weniger großen Schleimtropfen (*tr*) durchsetzt. Im folgenden Stadium (Abb. 40) fließen diese Secret-

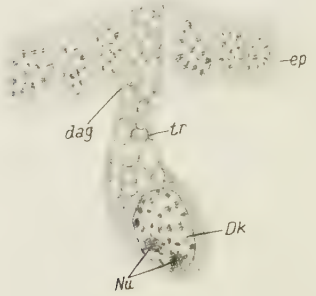

Abb. 39.

Abb. 40.

Abb. 39. Junge Manteldrüse. Secretbildung. Mantelwulst. 11 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 38.

Abb. 40. Junge Manteldrüse. Sekretbildung. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 35. *Pr* Protoplasmarest.

vacuolen allmählich zusammen; die zwischen ihnen eingeschlossenen, restlichen Protoplasmastränge geben dem Ganzen ein netzförmiges Aussehen. Während die Drüse immer weiter wächst, drückt die Waben-

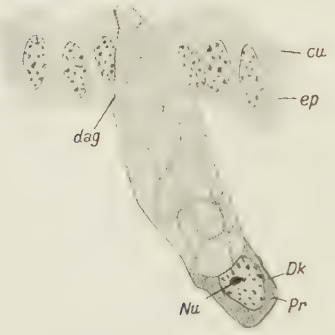

Abb. 41.

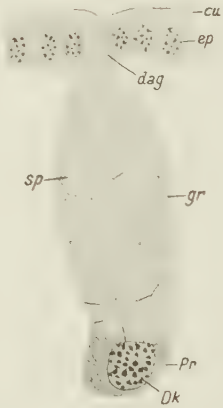

Abb. 42.

Abb. 41. Junge Manteldrüse. Sekretbildung, aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 35.

Abb. 42. Junge Manteldrüse. Mantelwulst. Eben ausschlüpfendes Tier. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *cu* Cuticula; *gr* Schleimgranula; *sp* spindelförmige Körperchen. Sonstiges wie Abb. 40.

struktur des Schleims das körnige Plasma mit dem sich wieder verkleinernden Kern immer mehr in das basale Zellende zurück (Abb. 41). Der Inhalt der einzelnen Waben zeigt das Auftreten kleiner Körnchen.

In diesem Stadium scheint die Secretion nach außen beginnen zu können. Trotzdem wird das Secret in der Drüse weiter umgebildet, indem der Schleim durch Verquellen vom distalen Ende nach dem basalen fortschreitend, die Netzwände auflöst (Abb. 42). Dafür treten jetzt im Secret Fäden, Körnchen (*gr*) und die hellen Stellen (*sp*) hervor, die die »wetzsteinförmigen« Körperchen vorstellen sollen.

Bei diesen jungen secretreifen Drüsen bleibt immerhin noch ein beträchtlicher Rest Plasma (*Pr*) mit dem Kern (*Dk*), der freilich seine typische Secretstruktur verloren hat, im basalen Zellende zurück. Bei den älteren Manteldrüsen, bei denen sich das Secret in höchster Entwicklung befindet (Abb. 10, 11), wird der Kern ganz abgeplattet mit einem geringen Rest Plasma an die basale Zellwand gedrückt.

2. Sohlendrüsen.

Da man den Entwicklungsgang der Sohlendrüsen durch ihr mit fast keinen anderen Drüsen vermischtes Vorkommen an der Fußsohle von Anfang an verfolgen kann, möchte ich, wie schon gesagt, die ersten Stadien des Einsinkens aus dem Epithel für die Sohlendrüsen noch einmal gesondert zeigen. Diese Anfangsstufen gleichen im Prinzip völlig

Abb. 43.

Abb. 44.

Abb. 43. Junge Sohlendrüse, aus dem Epithel einsinkend. Fußsohle. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *Dk* Drüsenkern; *Dz* junge Drüsenzelle; *Eiw* eiweißartige Tröpfchen; *ep* Epithelzellen; *Wi* Wimpersaum.

Abb. 44. Junge Sohlendrüse, aus dem Epithel einsinkend. Fußsohle. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700 fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 43.

den entsprechenden der anderen Hautdrüsen am Mantelwulst, sind aber vielleicht noch klarer als diese.

In dem schon zarte Wimpern tragenden Sohlenepithel des jungen Embryo differenziert sich eine Zelle (Abb. 43, *Dz*), indem ihr Plasma dunkler wird und der längliche Kern (*Dk*) seitlich etwas zusammengedrückt erscheint, so daß das Chromatin auch eine stärkere Zusammenballung erfährt. Die ganze Zelle bekommt ein etwas flaschenförmiges Aussehen, wobei der Kern in dem schon ein wenig unter das Epithel reichenden, basalen Ende sitzt. Die distalen Flimmern fehlen an dieser Stelle völlig; ebenso enthält die Zelle keine von den eiweißartigen, embryonalen Kügelchen, wodurch sie sich besonders von dem Nachbar-

epithel unterscheidet. Auf einer weiteren Stufe (Abb. 44) wird der distale Teil der einsinkenden Zelle schon ganz schmal gegenüber dem bauchigen Basalende, das mit dem dunklen Kern ein Stück unter das Epithel ragt. Schließlich dringt die zukünftige Drüse noch tiefer in das Bindegewebe ein, und es bildet sich die für die Sohlendrüsen so charakteristische Form heraus (Abb. 45); ein langer, äußerst schmaler, geschlängelter Ausführgang (*dag*) und ein stark erweiterter Bauch mit dem centralen Kern (*Dk*).

Während die plasmatischen, bisherigen Stadien sich am besten mit Thionin färben lassen, empfiehlt sich für den Beginn der Secretbildung die Hämalaun-Lichtgrün-Färbung wegen des deutlicheren Tink-

Abb. 45.

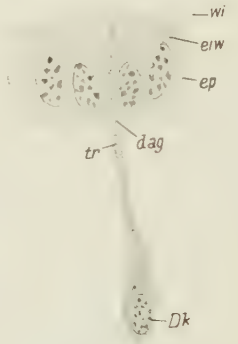

Abb. 46.

Abb. 45. Junge Sohlendrüse, aus dem Epithel einsinkend. Fußsohle. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *dag* Drüsenausführgang. Sonstiges wie Abb. 43.
Abb. 46. Junge Sohlendrüse. Secretbeginn. Fußsohle. 14 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. *dag* Drüsenausführgang; *tr* Sekrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 43.

tionsunterschiedes zwischen Plasma und Secret. Es treten zuerst sehr kleine Verflüssigungsvacuolen im Plasma auf, am dichtesten im Ausführgang, die sich dann in Secrettröpfchen umbilden (Abb. 46, *tr*). Dieses junge Secret färbt sich mit Hämalaun schon typisch violett; mit Thionin zeigt es einen eigenartigen, erst hellen, später gelblichen Ton. Im distalen Teil des Ausführganges beginnen die Tröpfchen zu einem kleinmaschigen Netzwerk zu verschmelzen, während im basalen Teil, wo die Entwicklung anscheinend langsamer vor sich geht, noch immer nur einzelne Secretvacuolen verstreut sind (Abb. 47). Das Wachstum der Drüsen macht inzwischen immer weitere Fortschritte; auch der Kern (*Dk*) ist in diesem Stadium größer geworden. Doch scheint er bei der Sohlendrüsenentwicklung lange nicht die Bedeutung zu haben, wie es bei den andern Hautdrüsen der Fall ist. Im nächsten Stadium (Abb. 48) dürfte die Secretion nach außen beginnen; der ganze Aus-

führgang und noch der distale Teil des Drüsenbauches enthält ein scharf konturiertes Netzwerk, dessen Maschen aber erheblich weiter geworden sind. Das distale, durch das Epithel laufende Ende des Ausführganges ist häufig ampullenartig (*dag*) erweitert, um dann mit einer winzigen Öffnung nach außen zu münden. Im basalen Bauchteil befindet sich noch viel dunkelkörniges Plasma um den wieder verkleinerten Kern (*Dk*) herum, das von einer Anzahl großer Secrettropfen (*tr*) durchsetzt

Abb. 47.

Abb. 48.

Abb. 47. Junge Sohlendrüse. Secretbildung. Fußsohle. 14 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 46.

Abb. 48. Junge Sohlendrüse, aus vielen Schnitten rekonstruiert. Secretbildung. Fußsohle. 14 Tage alter Embryo. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 560fach. *Pr* Protoplasmarest. Sonstiges wie Abb. 46.

ist. Es folgen nun noch weitere Struktur- und Färbungsveränderungen des Sohlendrüsensecretes, wie sie oben schon an passender Stelle beschrieben wurden (Abb. 12—14).

Viel seltener und auch erst bei einigen Wochen alten Individuen findet sich eine andere »abgekürzte« Art der Bildung des Sohlendrüsensecrets. Sie scheint bei den jüngeren ausgeschlüpften Tieren am Fußrücken und Fußrand vorwiegend aufzutreten; an der Fußsohle und dem Mantelwulst kommt sie auch verstreut vor. Es handelt sich hier um die primäre Entstehung der körnigen Struktur des Secrets, welche letztere ja auch sekundär aus der Wabenstruktur hervorgehen kann. Es

fielen mir also bei jungen ausgeschlüpften Tieren kleine Drüschen (Abb. 49) auf, die einen äußerst feinen Ausführgang besaßen, und in deren Plasma vor allem distal von dem kleinen, runden Kern (*Dk*) Körner (*Skö*) eingelagert waren, die sich mit Thionin ausgesprochen gelbbraun färbten.

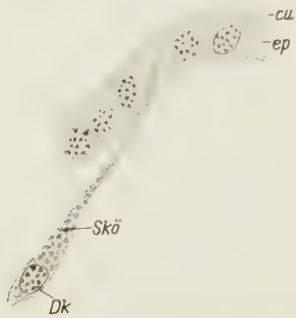

Abb. 49. Junge Sohlendrüse, körnige Struktur. Fußrand. 1 Monat alt. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700 fach. *cu* Cuticula; *Dk* Drüsenkern; *ep* Epithelzellen; *Skö* Schleimkörner.

Meine ersten Vermutungen gingen natürlich dahin, daß hier pigmenthaltige Elemente vorlägen, und so versuchte ich vergeblich, diese Gebilde entweder mit den Chromatophoren des Bindegewebes oder mit den Pigmentdrüsen in Einklang zu bringen. Schließlich gelang mir vor allem durch Vergleich mit anderen Färbemethoden der Nachweis, daß es sich hier um junge, körnige Sohlendrüsen handele, deren erstes Secret sich merkwürdigerweise mit Thionin gelblichbraun tingiert, wie wir schon ähnlich bei der Maschenstruktur gesehen haben, daß Thionin hier die jungen Stadien gelblich tönt. Das reife Secret ist immer dunkelviolett. Der Vorgang der Körnchenbildung scheint sich sehr einfach abzuwickeln. In Hohlräumen des Plasmas schlagen sich die Körner nieder, die dann durch ihr Wachstum und Zurückdrängung des Plasmas, wobei der distale Zellteil auch hier vorausgeht, die ganze Drüse ausfüllen (Abb. 15). Durch Verquellung der Körner kann sekundär wieder eine Wabenstruktur hergestellt werden.

3. Eiweißdrüsen.

Die oben beschriebenen, mannigfachen Modifikationen der Eiweißdrüsen können auf zwei völlig getrennte Arten der Entwicklung erreicht werden. Der eine Weg, der durch die Bildung großer hyaliner Hohlräume im Anfangsstadium gekennzeichnet ist, tritt bei den jungen Embryonen am Mantelwulst und am Fußrand nahe der Sohle, und zwar zuerst ausschließlich auf. Der andere Entwicklungsgang dagegen, den Tröpfchenbildung kennzeichnet, zeigt sich erst bei älteren Embryonen, einige Tage vor dem Ausschlüpfen, am Mantelwulst. Bei den sich später nach dem Ausschlüpfen neu bildenden Eiweißdrüsen, vor allem denen des Fußrückens, überwiegt die zweite Entstehungsweise. Daß tatsächlich die Möglichkeit besteht, daß ein und dieselbe Drüse sich aus verschiedenen Entwicklungswegen unter bestimmten Bedingungen herleiten kann, wie wir es ja ähnlich bei den Sohlendrüsen gesehen haben, dafür

findet man auch Belege in der Arbeit von KRIJGSMAN (1925, 1928). Der Verfasser weist hier für die Zellen der Verdauungsdrüsen von *Helix pomatia* nach, daß ein bestimmter Cyclus der Secretbildung durch kürzere Entwicklungsmodi abgelöst werden kann, wenn es die Sachlage erfordert.

Gehen wir auf den ersten Entwicklungsgang der Eiweißdrüsen ein, für dessen Erkenntnis sich Thioninfärbung besonders eignet, so finden wir, daß sich in der eingesunkenen Zelle eine große Verflüssigungsvacuole ausgebildet hat (Abb. 50. 51, *Ho*). Ihr hyaliner Inhalt erscheint grünlich gefärbt. Meistens beginnen diese »Hohlräume« in dem schmalen Ausführgang und breiten sich dann im Drüsenbauch immer weiter aus. Das körnige Plasma, das von kleinsten Verflüssigungsvacuolen häufig durchsetzt

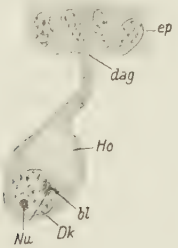

Abb. 50.

Abb. 51.

Abb. 50. Junge Eiweißdrüse, Secretbildung. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *bl* Bläschen im Nucleolus; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *ep* Epithelzellen; *Ho* hyaline Vacuole; *Nu* Nucleolus.

Abb. 51. Junge Eiweißdrüse, Secretbildung. Mantelwulst. 12 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *Pr* Protoplasmarest. Sonstiges wie Abb. 50.

ist, bekleidet zunächst noch die Wände des distalen Drüsenteils, während es im basalen Ende eine ziemlich kompakte Masse darstellt. In dieser liegt der große runde Kern (*Dk*), der bei der Secretbildung der Eiweißdrüsen eine schärfere Ausprägung aufweist als bei der der anderen Hautdrüsen. Er zeigt neben den Chromatinbröckchen meistens zwei wohlausgebildete, mit Thionin weinrot gefärbte Nucleoli (*Nu*), die mindestens je ein helles Bläschen (*bl*) enthalten. Während die jungen Drüsen immer weiter wachsen, macht auch die Verflüssigung ihres Plasmas weitere Fortschritte (Abb. 52), so daß schließlich der ganze, jetzt erweiterte, distale Drüsenteil aus einer einzigen Vacuole (*Ho*) besteht, die, wie ihre grünliche Tönung anzeigt, das Eiweiß in flüssiger Form zu enthalten scheint. Oft kann man jedoch auch schon das Eiweiß

schwach gekörnelt oder in Kugeln koaguliert (Abb. 53, *Eikg*) erkennen. Eine immer noch ansehnliche Plasmamenge (*Pr*), die mitunter kleine

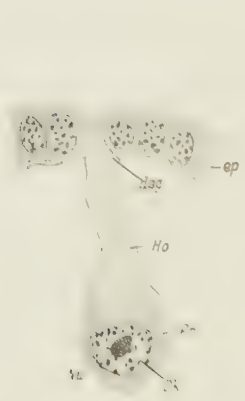

Abb. 52.

Abb. 53.

Abb. 52. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Mantelwulst. 12 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *Pr* Protoplasmarest. Sonstiges wie Abb. 50.

Abb. 53. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Hintere Mantelwulstwand. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 450fach. *cu* Cuticula; *Eikg* Eiweißkugeln; *Pr* Protoplasmarest; *tr* Secrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 50.

Vacuolen (*tr*) aufweist, umfaßt haubenartig das basale Drüsenende. Der Kern (*Dk*) zeigt eine noch ausgeprägtere Struktur als vorher. Um

Abb. 54.

Abb. 55.

Abb. 54. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Vordere Mantelwulstwand. 11 Tage alter Embryo ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *tr* Secrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 50.

Abb. 55. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Vordere Mantelwulstwand. 13 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 560fach. *tr* Secrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 50.

die Nucleolen (*Nu*) ordnen sich häufig Chromatinbröckchen kreuzförmig an. Während das Plasma und der Kern bei den Eiweißdrüsen

im allgemeinen diese Form auch weiterhin beibehalten, bildet sich das Eiweiß in dem Secretraum immer stärker als »homogene« oder körnige oder in Kugeln verteilte Substanz heraus (Abb. 16, 17, 18, 19).

Der zweite Modus der Secretentwicklung unterscheidet sich von dem eben beschriebenen dadurch, daß an Stelle der einen großen Verflüssigungsvacuole unzählige kleine entstehen, in denen die weitere Ausbildung des Secrets vor sich geht. Wenn die Zelle schon ein erhebliches Stück in das Bindegewebe

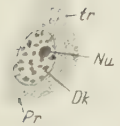

Abb. 56.

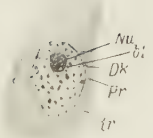

Abb. 57.

Abb. 56. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Aus vielen Schnitten rekonstruiert. Vordere Mantelwulstwand. 3 Wochen alt. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 450fach. *cu* Cuticula; *Pr* Protoplasmarest; *tr* Secrettröpfchen. Sonstiges wie Abb. 50.

Abb. 57. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Rekonstruiert aus vielen Schnitten. Mantelwulst. 16 Tage alter Embryo. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 450fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 56.

eingesunken ist und ein dünner, langer Ausführgang sich von dem basalen Bauch abgesetzt hat (Abb. 54), beginnen distal vom Kern (*Dk*), also hauptsächlich im Ausführgang, verstreute, kleine Flüssigkeitvacuolen (*tr*) im körnigen Plasma aufzutreten. Bald erscheint schon die ganze Drüse und besonders ihr distaler Teil von größeren, mit Thionin sich bläulich-grün tingierenden Tröpfchen (*tr*) durch-

setzt (Abb. 55). Der Kern nimmt hier entsprechende Strukturen an, wie sie schon von dem ersten Entwicklungsmodus beschrieben sind. Schließlich bilden die Tröpfchen mit ihrem blau-grünen Inhalt im Ausführgang ein ähnliches, kleinmaschiges Netz, wie wir es von der Entwicklung der Sohlendrüsen her noch kennen (Abb. 56). Nach dem basalen Ende zu werden die Tröpfchen wieder spärlicher. Es kann jetzt auch die Secretion nach außen beginnen. Auf der Abb. 57 sieht man sehr schön, wie in ein und derselben Drüse die verschiedenen Entwicklungsstadien zu beobachten sind. Ausgehend vom basalen Ende findet man hier noch um den großen Kern (*Dk*) herum eine zusammenhängende Plasmaschicht (*Pr*), in der jedoch eine Anzahl Secrettröpfchen (*tr*) verstreut sind. In dem darauffolgenden, distalen Teil schließen sich diese letzteren zu einem Wabenwerk zusammen. In dem letzten distalen Drittel des Ausführganges sind die Secretvacuolen zu einem Ganzen verschmolzen, in dem nur noch einige Spuren der vorhergehenden Struktur zu sehen sind.

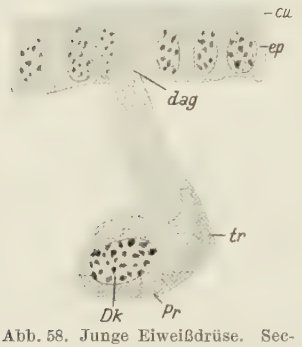

Abb. 58. Junge Eiweißdrüse. Secretbildung. Fußrücken. 8 Monate alt. ZENKER. Thionin. Vergr. etwa 700fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 56.

Während die vorhergehenden Bilder vom Mantelwulst stammen, zeigt Abb. 58 eine der typischen, jungen Drüsen vom Fußrücken mit ihrer kleinen, basal äußerst verbreiterten Gestalt und netzförmiger Secretstruktur. Die Weiterentwicklung des Eiweißes in den Drüsen kann nun vor sich gehen, indem, wie in Abb. 57, durch Verschmelzung der einzelnen Waben das »homogene« oder das körnige Secret entsteht (Abb. 16, 17, 18), oder indem aus jeder einzelnen Masche ein Kügelchen hervorgeht, wodurch dann auch die Kügelchenstruktur ausgebildet wird (Abb. 19).

4. Kalkdrüsen.

Die Kalkdrüsen entwickeln sich, wie ja schon ausgeführt, zuerst bei etwa 2 Monate alten Schnecken am vorderen Mantelwulst aus den Eiweißdrüsen, mit deren im vorigen Kapitel beschriebenen Entwicklungsgang also der der Kalkdrüsen zusammenfällt.

Das erste Zeichen einer Umwandlung des Eiweißsecretes in Kalk gibt sich damit kund, daß die Körnchen der Eiweißstruktur, die normalerweise eine zusammenhängende, mit Lichtgrün sich grün färbende Masse bilden, sich allmählich aufgelöst über die ganze Drüse verstreuen, wobei ihre Farbe auch ihre charakteristische Nuance für ein unschein-

bares Grau eintauscht (Abb. 59). Schließlich erscheint die ganze Drüse von einer derartigen, äußerst feinen, zerstreuten, fast farblosen Körnelung erfüllt (Abb. 60). Kern und Plasma verändern ihre Struktur währenddessen kaum. Der Kalk tritt ganz plötzlich an irgendeiner Stelle einer so vorbereiteten Drüse in Erscheinung, indem sich dort eine dunkle, basophil gefärbte Masse, die sich aus einem granulierten Untergrund mit darin verstreuten Kügelchen (*Kakg*) zusammensetzt, zeigt (Abb. 61). Diese auch mit der Silbernitratprobe als kalk-

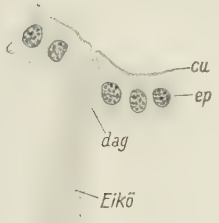

Abb. 59.

Abb. 60.

Abb. 59. Umwandlung einer körnigen Eiweißdrüse in eine Kalkdrüse, aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Mantelwulst. 11 Wochen alt. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 350fach. *cu* Cuticula; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *Eikö* Eiweißkörner; *ep* Epithelzelle n *Nu* Nucleolus; *Pr* Protoplasmarest.

Abb. 60. Umwandlung einer körnigen Eiweißdrüse in eine Kalkdrüse. Mantelwulst. 11 Wochen alt. Sublimat. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 450fach. Buchstabenerklärung wie Abb. 59.

haltig zu identifizierende Struktur breitet sich schnell über die ganze Drüse aus, so daß wir zu dem jungen, aber schon reifen Kalkdrüsenstadium gelangen, wie es früher wiedergegeben wurde (Abb. 25).

Man kann aus dieser Schilderung des ersten Auftretens des Kalks wohl entnehmen, daß sich die früheren Annahmen bestätigen, daß diese

anorganische Substanz nicht in der Drüse selbst hergestellt, sondern von außen wahrscheinlich durch die Leibesflüssigkeit herangebracht wird und sich dann unter bestimmten Bedingungen niederschlägt. Barfurth (1881) hat gezeigt, daß der Gehalt der Leber an Calciumphosphat sich im Herbst, in welcher Jahreszeit die Kalkdrüsen ihr Secret für die Winterdeckelbildung am meisten brauchen, erheblich verringert. Es ist wohl anzunehmen, daß der Kalk in dieser Phosphatverbindung durch das Blut zum Mantelwulst gebracht wird, wo er sich in bestimmten Eiweißdrüsen mit dem dort vorhandenen Eiweiß als organischem Substrat vereinigt und nach außen in Erscheinung tritt. Das Phosphat scheint dann größtenteils vom Carbonat abgelöst zu werden, wie es ja auch bei dem Kalksecret des schalenbildenden Mantelrandes nach Biedermann (1902) in noch stärkerem Maße der Fall sein soll. Natürlich handelt es sich bei den eben geschilderten Hypothesen nur um Kombinationen, die genauer auf ihre chemischen Grundlagen geprüft werden müßten.

Abb. 61. Umwandlung einer Eiweißdrüse in eine Kalkdrüse, angeschnitten. Mantelwulst. 11 Wochen alt. Sublimat, Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 560fach. *Dk* Drüsenkern; *Kakg* Kalkkugeln; *Pr* Protoplasmarest.

Prenant (1924) hat derartige chemische Betrachtungen angestellt, die hier kurz wiedergegeben seien, obwohl der Verfasser über die morphologischen Verhältnisse der Kalkdrüsen, wie schon öfters betont, sich total getäuscht hat und auch nichts von dem Vorhandensein der Eiweißdrüsen wußte. Er glaubt, daß die noch undifferenzierten Drüsenzellen, wenn sie eine bestimmte Region des Mantelwulstes durch ihr Wachstum erreicht haben, das CO_3-Ion in Verbindung mit den kolloidalen Substanzen ihres Plasmas enthalten; das als Phosphat von der Leber herangebrachte CA-Ion vereinige sich dann mit dem intracellulären CO_3-Ion dieser prädestinierten Region, wodurch der Niederschlag entstehe. Diese Theorie versucht eine Erklärung dafür zu geben, wieso der Kalk gerade in bestimmten Drüsen zum Vorschein kommt. Wenn auch tatsächlich die Kalkdrüsen aus den Eiweißdrüsen einer vielleicht zu begrenzenden Region des vorderen Mantelwulstes hervorgehen, so erscheint es mir sehr ungewiß, ob man mit der Möglichkeit rechnen könne, daß ein chemisch prädisponiertes Gewebe hier vorliegt, zumal da ja die Kalkdrüsen auch am Fuße anscheinend aus ganz verstreuten Eiweißdrüsen entstehen können. Die inneren Vorgänge, die

sich bei der Differenzierung einer Kalkdrüse aus einer Eiweißdrüse abspielen, erscheinen also noch völlig ungeklärt.

5. Pigmentdrüsen.

Aus der Eigenart des Pigmentdrüsentyps erklärt es sich, daß seine Entwicklung äußerst schwer zu verfolgen ist. Bei einige Monate alten Tieren tauchen plötzlich die als Excret gedeuteten, gelben Pigmentanhäufungen in den vorher bestimmten Drüs'chen und den anschließenden Epithelzellen auf. Weil nun die Pigmentdrüsen selber, in denen das »extracellulär«, d. h. hier im Körperkreislauf erzeugte Excret abgelagert wird, nur einen verschwindenden Rest eigene Plasmasubstanz

Abb. 62.

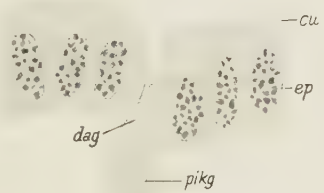

Abb. 63.

Abb. 64.

Abb. 62. Junge Pigmentdrüse, vor der Secretablagerung. Fußrand. 9 Wochen alt. ZENKER. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 700fach. *cu* Cuticula; *dag* Drüsenausführgang; *Dk* Drüsenkern; *ep* Epithelzellen.

Abb. 63. Junge Pigmentdrüse, vor der Secretablagerung. Fußrücken. 8 Monate alt. ZENKER. Haemalaun-Lichtgrün. Vergr. etwa 700fach. *Pr* Protoplasmarest. Sonstiges wie Abb. 62.

Abb. 64. Junge Pigmentdrüse. Secretablagerung. Fußrand. 2 Monate alt. Formol. Haemalaun-Eosin. Vergr. etwa 700fach. *pikg* Pigmentkugeln; *Pr* Protoplasmarest. Sonstiges wie Abb. 62.

zeigen, bereitet es solche Schwierigkeiten, die vorhergehenden Stadien dieser ja gar keine Eigensecrete produzierenden Drüsen aufzufinden.

Schließlich gelang es jedoch, einige jüngere Entwicklungsstufen der Pigmentdrüsen als solche zu identifizieren. In den Monaten, ehe das gelbe Pigment selbst auftritt, sieht man an den bevorzugten Körperstellen, also vor allem dem Fußrand, ganz kleine, eben aus dem Epithel eingesunkene Zellen (Abb. 62), die sich von den andern schon beschriebenen, entsprechenden Elementen dadurch unterscheiden, daß ihr

Plasma sich ganz hell und sozusagen verflüssigt zeigt. Doch können diese jungen Stadien nicht mit denen der Eiweißdrüsen verwechselt werden, die ja nur eine große, hyaline Vacuole, deren Inhalt sich bald durch das entstehende Secret ausgeprägter färbt, enthalten, während bei den Pigmentdrüsen das gesamte Zellplasma sich allmählich bis auf einen geringen Rest um den normal aussehenden, kleinen Kern in eine fast farblose Flüssigkeit verwandelt. Diese steht wahrscheinlich mit der Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Zellmembran hindurch in Verbindung, so daß sich das wohl zuerst in flüssigem Zustande befindliche Pigment in der Drüse ablagern kann. Auf Abb. 63 sehen wir eine derartige stark bauchig erweiterte, junge Drüse mit äußerst schmalem Ausführgang; der Inhalt zeigt nur noch einen schwachen, acidophilen Farbschimmer bis auf einen basalen Plasmarest (*Pr*) um den unveränderten Kern (*Dk*) herum. Die ersten noch geringen Spuren von Pigmentablagerung sind auf Abb. 64 durch Formolfixierung zu einigen mehr bräunlichen Kugeln (*pikg*) in der schwach getönten Zellflüssigkeit zusammengeballt. Durch immer weitere Zunahme des Pigments in den Drüsen nimmt dieses allmählich seine charakteristische, goldgelbe Farbe und seine meist körnige Struktur an (Abb. 27—30).

Zusammenfassung und Schluß.

Die wesentlichsten Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich dahingehend zusammenfassen:

1. Das Hautepithel von *Helix pomatia* ist am ganzen Körper einschichtig. Es trägt einen Wimpersaum auf der Fußsohle, dem zu beiden Seiten anschließenden Fußrand bis zu einer »Seitenrinne« und der Gegend um das Atemloch am rechten Mantelwulst. Sonst ist das Körperepithel überall von einer Cuticula überzogen. Im embryonalen Stadium enthält das Fußsohlenepithel kleine, wahrscheinlich eiweißhaltige Einschlüsse. Bei älteren ausgeschlüpften Tieren zeigen verschiedene Regionen des Körperepithels goldgelbe Pigmentanhäufungen.

2. Das unter der Schale befindliche Epithel des Mantels weist keine Hautdrüsen auf. Es hat dafür die Aufgabe, die Schale abzuscheiden. Zu diesem Zweck sind bei jüngeren Individuen die an den Mantelwulst grenzenden Partien des Mantelepithels besonders differenziert. Sie bilden die »Mantelrinne« mit einem hohen, stark secernierenden, aber einschichtigen Epithel am Grunde und das »Drüsenband«. Das übrige Mantelepithel, das nur im embryonalen Zustand erhebliche Veränderungen seiner Struktur aufweisen kann, besteht aus dem durch Bindegewebschromatophoren schwarz erscheinenden Lungendachepithel und

dem Eingeweidesackepithel. Die sämtlichen geschilderten Mantelabschnitte produzieren ein Gemisch von Kalk und organischer Substanz, nach dessen wechselnder Zusammensetzung sich die Entstehung der einzelnen Schalenschichten richtet. Am ausgewachsenen Tier werden das Drüsenband und das hohe Epithel der Mantelrinne ganz zurückgebildet.

3. Die Hautdrüsen, die am ganzen außerhalb der Schale liegenden Körper vorkommen, sind stets subepithelial und einzellig. Aus ihrem außerordentlich großen Formenreichtum können je nach der Art des Secrets drei Haupttypen herausgefunden werden: die schleimhaltigen, die eiweißhaltigen und die pigmenthaltigen Drüsen. Bei den Schleimdrüsen unterscheiden wir wieder Manteldrüsen und Sohlendrüsen, bei den eiweißhaltigen Drüsen reine Eiweißdrüsen und Kalkdrüsen, so daß wir im ganzen fünf Drüsenarten zu trennen haben.

4. Sämtliche Hautdrüsen entstehen aus dem Epithel der Körperoberfläche, indem erst eine noch undifferenzierte Zelle in das Bindegewebe einsinkt. Dann geht die Umbildung des Plasmas und die Entstehung des verschiedenen Secrets vor sich.

5. Bei den Manteldrüsen beginnt die Secretbildung mit dem Auftauchen kleiner Schleimtröpfchen im Plasma. Aus diesen geht schließlich eine fädige Masse hervor, die noch einige Modifikationen aufweisen kann.

6. Auch bei den Sohlendrüsen treten zuerst kleine Secrettröpfchen auf, die aber später zu einem meist bleibenden Netzwerk verschmelzen. Daneben kommen auch Sohlendrüsen vor, deren Struktur sich durch eine Menge von Secretkörnern auszeichnet.

7. Die Secretbildung der Eiweißdrüsen kann entweder von dem Entstehen einer großen hyalinen Vacuole, in der das Eiweiß allmählich erscheint, ihren Ausgang nehmen oder von dem Auftreten kleiner Tröpfchen, die zu einem Netz zusammenfließen, in dessen Maschen das Eiweiß sich abhebt. Beide Entstehungsarten können zu fünf besonders charakteristischen, ineinander übergehenden Modifikationen des Eiweißes führen. Es wären zu nennen: Eine scheinbar »homogene« Struktur, eine deutlich körnige Struktur, eine Kügelchenstruktur, eine »homogene« Struktur mit eingeschlossenen Hohlbläschen und eine »homogene« oder eine Kügelchenstruktur mit sonderbaren, stark lichtbrechenden Einschlüssen.

8. Die Kalkdrüsen gehen aus dem körnigen Zustand der Eiweißdrüsen durch Einlagerung von Kalk hervor, der anscheinend durch die Leibesflüssigkeit aus Reservoiren des Körpers herangebracht wird.

Die ausgebildeten Kalkdrüsen, in denen der Kalk mit einem organischen Substrat vermischt ist, zeigen eine Unmasse verschieden großer Kugeln, ferner mehr abgeflachte Gebilde mit stufenartiger, konzentrischer Schichtung und zum Teil auch schon in den Kugeln Ausbildung von sternförmigen Krystalldrusen.

9. Bei den Pigmentdrüsen verflüssigt sich fast das gesamte Zellplasma. In dem so entstandenen »Hohlraum« kommen die vermutlich als Excret im Stoffwechsel des Körpers abgeschiedenen, goldgelben Pigmentmassen zur Ablagerung.

Ich möchte zum Schluß nur noch mit ein paar Worten auf die von mir nicht näher untersuchte Fußdrüse eingehen. Sie besteht aus einem als Ausführkanal dienenden Schlauch, der ontogenetisch aus dem Ectoderm eingestülpt worden ist, und einer Menge sezernierender Drüsenzellen. Diese ähneln von den oben beschriebenen Hautdrüsen am meisten den Sohlendrüsen. Es ist auch hier die Frage umstritten worden, ob diese Drüsenzellen aus dem Epithel des Fußdrüsenkanals entstanden sind oder aus dem umliegenden Bindegewebe, wie es z. B. Brock (1886) annimmt. Ich glaube, in Analogie zu den im vorstehenden bewiesenen Entwicklungsgängen der Hautdrüsen dafür eintreten zu dürfen, daß die drüsigen Zellelemente, die den Kanal der Fußdrüse umgeben, aus seinem Epithel eingesunken, also letzten Endes auch ectodermalen Ursprunges sind.

Literaturverzeichnis.

Barfurth, D., 1881: Der Kalk in der Leber der Helicinen und seine biologische Bedeutung. Zool. Anz. Bd. 4.

Barr, R. Aileen, 1928: Some notes on the mucous and skin glands of Arion ater. Quart. Journ. of Microsc. Science. Bd. 71.

Beck, K., 1912: Anatomie deutscher Buliminusarten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 48. N. F. 41.

Biedermann, W., 1902: Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 36.

Boll, Fr., 1869: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat. Supplement.

Brock, J., 1883: Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.

— 1886: Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.

Bronn, H. G., 1908—1928: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 3. Bd.: Mollusca. II. Abt.: Gastropoda. 2. Buch: Pulmonata. Bearbeitet von H. Simroth; fortgeführt von H. Hoffmann.

Burkhardt, Fr., 1916: Das Körperepithel von Helix pomatia. Marburg.

Distaso, A., 1908: Die Beziehung zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei Helix nemoralis L. und hortensis Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigments bei Mollusken. Biol. Zentralbl. Bd. 28.

Flemming, W., 1869: Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 5.

— 1870: Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 6.

— 1877: Über Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 13.

Flöszner, W., 1914: Der Winterdeckel von Helix pomatia. Zool. Anz. Bd. 43.

— 1915: Zur Biologie, Struktur und Bildungsweise des Winterdeckels von Helix pomatia. Zool. Anz. Bd. 45.

— 1916: Zur Bildung des Epiphragmas von Helix pomatia. Zool. Anz. Bd. 46.

Fol, H., 1879—1880: Etudes sur le développement des Mollusques. 3. Mémoire: Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 8.

Geyer, D., 1909: Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart.

Gray, 1837—1838: On the formation of shells. London med. Gaz. Bd. 21.

Gurwitsch, A., 1904: Morphologie und Biologie der Zelle.

Hammarsten, O., 1885: Studien über Mucin und mucinähnliche Substanzen. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 36.

Heidenhain, M., 1907, 1911: Plasma und Zelle. Bd. 1 und 2.

Herfs, A., 1921: Die Haut der Schnecken in ihrer Abhängigkeit von der Lebensweise. Naturw. Wochenschr., N. F. Bd. 20.

— 1922: Über einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. 43.

— 1922: Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 96.

— 1925: Studien über die Verteilung und die ökologische Bedeutung des Flimmerepithels auf der Haut unserer Land- und Süßwassergastropoden. Verhandl. d. naturhistor. Ver. d. preuß. Rheinlande. Jahrg. 82.

Hirsch, G. Chr., 1919: Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. 2. Teil: Der Kalk, seine Ablagerungsstätten, seine Morphologie, Bildung und osmotische Lösung. Zool. Jahrb., Abt. f. Allg. Zool. u. Phys. d. Tiere. Bd. 36.

Hoyer, H., 1890: Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittelst der Färbemethode. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36.

Ihering, H. v., 1875: Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9.

— 1878: Hautdrüsen und Hautporen bei Gastropoden. Zool. Anz. Jahrg. 1.

Kisker, L. G., 1923: Über Anordnung und Bau der interstitiellen Bindesubstanzen von Helix pomatia L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 121.

Korschelt, E., 1910: Zum Schalenersatz bei Landschnecken. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 30, 2. Teil.

— 1927: Regeneration und Transplantation. Bd. 1.

— und Heider, K., 1893: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil.

Krijgsman, B. J., 1925, 1928: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia. Zeitschr. f. vergl. Phys. Bd. 2 und 8.

Kühn, W., 1914: Beiträge zur Biologie der Weinbergschnecke. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 109.

Künkel, K., 1916: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.

Leydig, F., 1876: Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Arch. f. Naturgesch. Bd. 42.

List, H. J., 1887: Zur Kenntnis der Drüsen im Fuße von Thetys fimbriata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.

Longe et Mer, 1880: De la formation de la coquille dans les Hélix. Compt. rend. de l'Acad. des sciences. Bd. 90, S. 882—885.

Matthes, W., 1914—1915: Beiträge zur Anatomie von Helix pisana Müll. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 53, N. F. Bd. 46.

Meckel, H., 1846: Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med.; herausg. von Joh. Müller.

Meisenheimer, J., 1907: Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb., System. Abt. Bd. 25.

— 1912: Die Weinbergschnecke Helix pomatia.

Moynier de Villepoix, 1892: Recherches sur la formation de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Bd. 28.

Nalepa, A., 1883: Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Wien. 1. Abt. Bd. 87.

— 1883: Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Wien. 1. Abt. Bd. 87.

Neumann, G., 1928: Zur Kenntnis des Baues der Mantelorgane und des Mantelrandes von Paludina vivipara L. und Paludina ceylonica D. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 70, N. F. 63.

Plate, L., 1891, 1894: Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. 1. und 2. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. 4 und 7.

— 1898: Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. 11.

— 1922: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 1. Teil.

Prenant, M., 1924: Contributions à l'étude cytologique du calcaire. 1. Teil. Bull. biol. de la France et de la Belgique. Bd. 58.

Rabl, C., 1875: Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 9.

Rawitz, B., 1888, 1890, 1892: Der Mantelrand der Acephalen. 1., 2. und 3. Teil. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22, 24 und 27.

Reichert, W., 1928: Die Schalenmerkmale der Gartenschnecke. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 11.

Rotarides, M., 1928: Die technischen Verfahren in der Malakozoologie. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 45.

Schneider, K. C., 1902: Vergleichende Histologie der Tiere.

Schultze, M., 1867: Über sezernierende Zellen in der Haut von Limax. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 3.

Schulze, F. E., 1867: Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 3.

Semper, C., 1856: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8.

Siebert, W., 1913: Das Körperepithel von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 106.

Simroth, H., 1876: Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26.

Smidt, H., 1902: Die intraepithelialen, freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen. Anat. Anz. Bd. 20.

Steinmann, G., 1889: Über Schalen- und Kalksteinbildung. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. 4.

— 1901: Über Bildungsweise des dunklen Pigments bei den Mollusken nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkcarbonat. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. 9.

Stoeltzner, W., 1905: Über Metallfärbungen verkalkter Gewebsteile. Virchows Arch. Bd. 180.

Swammerdam, Joh., 1737.: Biblia Naturae. Bd. 1. Leyden.

Techow, G., 1911: Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 31.

— 1911: Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 31.

Vogt und Yung, 1888: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. 1.

Wächtler, W., 1929: Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke Caecilioides acicula Müll. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 13.

Wille, Joh., 1914—1915: Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lungenschnecke Stenogyra decollata L. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 53, N. F. 46.

Winterstein, K., 1911, 1914: Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 2, Teil 1 und 2.

Wohnlich, W., 1813: Dissertatio anatomica de Helice pomatia.

Zill, R., 1924: Die subepithelialen Hautdrüsen von Helix pomatia und einigen anderen Landgehäuseschnecken. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 71.

Lebenslauf.

Ich, Hans Roth, wurde am 22. Dezember 1905 zu Breslau als Sohn des verstorbenen Tierarztes Dr. phil. Kurt Roth und seiner Ehefrau Ella geb Eckersdorff geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und jüdischer Konfession. Ich besuchte die humanistischen Gymnasien zu Breslau, Graudenz und Wiesbaden, welches letztere ich Ostern 1924 mit dem Reifezeugnis verließ, um mich dem Studium der Biologie zu widmen. Von Ostern 1924 bis Ostern 1925 besuchte ich die Universität in Frankfurt a. M.; von Ostern 1925 bis Ostern 1926 die Universität in Freiburg i. B.; von Ostern 1926 ab die Universität in Marburg a. L. Das Rigorosum bestand ich am 26. Juni 1929. Seitdem halte ich mich in Wiesbaden auf.

Meine akademischen Lehrer waren: in Frankfurt a. M.: von Braun, Drevermann, Gelb, Möbius, Sieverts, zur Strassen, Wachsmuth, Wülker; in Freiburg i. B.: Autenrieth, Cohn, Fischer, Geinitz, Guenther, Lauterborn, Rawitscher, Schwarz, Spemann, Stieler, Wilser; in Marburg a. L.: Alverdes, von Auwers, Claussen, von Haffner, Heidegger, Korschelt, Nordhausen, Strecker.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.